(2e ex.)

ISSN 0078-9747

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXXXI

Yves COINEAU

ÉLÉMENTS POUR UNE MONOGRAPHIE MORPHOLOGIQUE, ÉCOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DES CAECULIDAE (ACARIENS)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1974

BIBLIOTHÈQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

R 2602

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome LXXXI

ÉLÉMENTS POUR UNE MONOGRAPHIE MORPHOLOGIQUE, ÉCOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DES *CAECULIDAE* (ACARIENS)

par

Yves COINEAU

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 1
INTRODUCTION 3

PREMIÈRE PARTIE

TECHNIQUES ET MÉTHODES

INTRODUCTION 7
CHAPITRE I. — TECHNIQUES DE RÉCOLTE 8
CHAPITRE II. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE 11
CHAPITRE III. — TECHNIQUES DE PRÉPARATION ET D'OBSERVATION 12
I. OBSERVATION DANS L'AIR À LA LUMIÈRE RÉFLÉCHIE 12
II. OBSERVATION PAR TRANSPARENCE DANS UN MILIEU DE MONTAGE 12
A. PRÉPARATION DES PIÈCES 12
B. MONTAGE ET OBSERVATION 16
CHAPITRE IV. — CONVENTIONS DE DESSIN 19
INTRODUCTION 19
I. ORIENTATION — PLANS DE RÉFÉRENCE 19
II. SÉMIOLOGIE GRAPHIQUE 22
A. SUCCESSION DANS L'ESPACE 22
B. MATIÈRE 22
C. CONTINUITÉ ET HOMOLOGIE DES STRUCTURES 23
D. NOTATIONS ET ABRÉVIATIONS 23
Liste des abréviations 24

3 364 022 6

MUSEUM PARIS

Bibliotheque Centrale Museum
© MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE DU SQUELETTE CHITINEUX DES *CAECULIDAE*

CHAPITRE I. — SEGMENTATION — ÉVOLUTION 29

I. ÉVOLUTION DE LA TERMINOLOGIE EN SOMA 29

INTRODUCTION 29

A. HISTORIQUE 29

B. RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS FONDAMENTALES EN ACAROLOGIE ÉVOLUTIVE 31

1) Relations chronologiques entre Ontogenèse et Phylogenèse 31

2) Segmentation de l'opisthosoma chez *Opilioacarus* 34

3) Développement des segments postérieurs de l'opisthosoma chez les *Actinotrichida* . . . 35

4) La onzième loi de métamérisation de LANKESTER et son application au niveau de la séparation prosopisthosomatique 35

5) Constitution et ontogenèse de la région génitale 36

6) Segmentation de l'opisthosoma chez les *Actinotrichida* 37

7) Hypothèse de GRANDJEAN relative à l'origine segmentaire du « dessus du podosoma » ou prodorsum 38

C. TERMINOLOGIE EN SOMA DE GRANDJEAN (1970) 39

CHAPITRE II. — LE TÉGUMENT ET LES PHANÈRES DU CORPS ET DES APPENDICES 42

I. LE TÉGUMENT 42

II. LES PHANÈRES PORTÉS PAR LE CORPS ET LES APPENDICES 44

1) Les poils ordinaires 44

2) Les trichobothries 48

a) La trichobothrie *bo* de l'aspidosoma 48

b) La trichobothrie *bt* des tarses III et IV 50

c) La trichobothrie des tarses I et II 51

3) Les eupathidies 53

4) Les phanères enfouis 53

a) Les poils vestigiaux cachés 53

b) Les solénidions cachés 55

CHAPITRE III. — MORPHOLOGIE DU CORPS 57

I. ARCHITECTURE GÉNÉRALE DU CORPS 57

A. LA FACE DORSALE DU CORPS 57

1) La région dorsale postérieure 57

2) La région antérieure 61

B. LA FACE VENTRALE DU CORPS 61

1) Face ventrale de l'opisthosoma 63

2) La face ventrale du podosoma 65

II. LA RÉGION ANTÉRIEURE DU CORPS 66

A. INTRODUCTION 66

B. LE NASO ET SON ŒIL INFÈRE 67

1) Introduction 67

2) Le naso et son œil infère chez les Acariens actinochitineux 67

3) Constitution fondamentale du naso et de ses formations oculaires chez les *Caeculidae* . 70

Source : MNHN, Paris

4) Ces formations originales sont-elles vraiment isolées? 70
5) Principaux types de naso chez les *Caeculidae* 71
a) Modifications liées à l'architecture du naso 71
b) Variations dues au développement de la cornée 71
6) Tentative de comparaison avec les Oribates 74
C. Le canal podocéphalique et l'émergence des trachées chélicériennes 76
1) Rappel sommaire de la constitution du gnathosoma 78
a) La moitié postérieure 78
b) L'autre moitié de l'infracapitulum 78
2) Le canal podocéphalique et ses ducti glandulaires afférents 79
a) Historique 79
b) Morphologie du canal podocéphalique et des ducti afférents 80
3) L'émergence du système trachéen chélicérien 84
a) Troncs trachéens et stigmates 84
b) Néostigmates et péritrèmes 86
D. Les chélicères 88
E. L'infracapitulum 90
1) Le Cervix 93
2) Les lèvres et le pharynx 93
Conclusions 95

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE ONTOPHYLOGÉNÉTIQUE DES *CAECULIDAE*

GÉNÉRALITÉS ET HISTORIQUE 101
Chapitre I. — LA PRÉLARVE, STASE INITIALE GLABRE ET INERTE 103
I. PONTE ET DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE 103
A. Technique d'élevage 103
B. Les œufs 105
C. Bref aperçu sur l'évolution des Érauches appendiculaires 106
II. LA PRÉLARVE 109
A. Introduction 109
B. La prélarve de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. 114
1) Face dorsale 116
2) Région latérale 116
3) Face inférieure 118
4) Région antérieure 119
C. Les autres prélarves de *Caeculidae* 123
1) Prélarve de *Microcaeculus sabulicola* 123
2) Prélarve de *Caeculus echinipes* 126
3) Conclusion 126
Chapitre II. — LES STASES ACTIVES 127
I. CHÉTOTAXIE DU CORPS 127
A. La larve 127
1) Développement et éclosion 127

Source : MNHN, Paris

2) La larve de *Caeculus echinipes* 128
a) Aspect général 128
b) Région dorsale 128
c) Région ventrale 130
3) Les autres larves de *Caeculidae* 131
a) Caractères communs 131
b) L'organe de Claparède 134
c) Différences 138
B. Les stases nymphales et l'adulte 140
Introduction 140
1) Développement post-larvaire de la chétotaxie chez *Caeculus echinipes* Dufour 141
a) Chétotaxie dorsale 142
α) La protonymphe 142
β) Les autres stases 142
b) Chétotaxie ventrale 147
α) Région anale et postéro-ventrale de l'opisthosoma 147
β) Développement de la région génitale 147
γ) Développement de la chétotaxie de la région épimérique 149
δ) Chétotaxie du gnathosoma 149
2) Développement post-larvaire de la chétotaxie chez une espèce voisine, *Caeculus krantzi* n. sp. 149
3) Développement post-larvaire de la chétotaxie chez les *Caeculidae* 152
Introduction 152
a) Ontogenèse de la chétotaxie dorsale du corps de *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952 153
b) Ontogenèse de la chétotaxie dorsale du corps de *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967. 153
c) Ontogenèse de la chétotaxie dorsale du corps de *Allocaeculus catalanus* Franz 1952 156
C. Considérations onto-phylogéniques sur la chétotaxie dorsale des *Caeculidae*. 160
Introduction — Définitions 160
1) Le cas des poils sagittaux impairs 163
a) Le poil *Po* 166
b) Les poils impairs de l'opisthosoma 167
2) Les poils primitifs de la face dorsale du corps et l'évolution régressive 170
a)Les poils primitifs et leur personnalité : l'idiophylaxie 170
b) Le développement des poils primitifs au cours de l'ontogenèse et l'évolution régressive par retardement 170
c) Le nanisme et l'amoindrissement, manifestations morphologiques de la faiblesse relative des poils. 176
3) La néotrichie : un exemple d'évolution progressive 178
a) Les premières manifestations de la néotrichie chez *Microcaeculus* et son extension chez *Allocaeculus*. 178
b) Vision synoptique du phénomène chez *Procaeculus* 178
4) Les deux tendances évolutives au sein du genre *Microcaeculus* et leur coexistence chez une même espèce 182
5) Quelques aspects de la néotrichie chez les *Caeculidae* et ses enseignements 183
a) Le caractère local des manifestations de la néotrichie 183
b) Le territoire du poil primitif, unité de base. 185
c) Relations spatiales et dimensionnelles des poils sur un territoire : notion de champ et de gradient de taille 187
d) Développement et extension de la néotrichie 187
Conclusion 191

Source : MNHN, Paris

II. CHÉTOTAXIE DES APPENDICES 192
A. Principaux traits de la morphologie des appendices des *Caeculidae* 192
1) La segmentation 192
2) L'apotèle pédieux des *Caeculidae* 193
3) Aspect général des appendices 195
B. Développement de la chétotaxie sur les appendices 197
1) Méthodes d'études — Définition et mode de notation 197
2) Le palpe 201
3) Les pattes 204
a) La chétotaxie larvaire 204
b) La quatrième patte de la protonymphe 206
c) Développement post-larvaire de la chétotaxie pédieuse 206
d) Essai d'interprétation onto-phylogénétique de la chétotaxie des articles moyens des pattes 219

QUATRIÈME PARTIE

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE, L'ÉTHOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES *CAECULIDAE*

Chapitre I. — BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT 227
I. INTRODUCTION 227
II. PREMIÈRES OBSERVATIONS SUR LE DÉVELOPPEMENT DE *MICROCAECULUS STEINERI DELAMAREI* n. ssp. 227
III. CONCLUSION 230
Chapitre II. — ÉTHOLOGIE 231
I. LA CAPTURE DES PROIES 231
II. LE FOUISSEMENT TRÉPIDANT DE *MICROCAECULUS SABULICOLA* 234
A. Introduction 234
B. Mécanisme du fouissement trépidant 234
C. Déterminisme du fouissement 236
Chapitre III. — ÉCOLOGIE 238
I. INTRODUCTION, PRINCIPAUX TYPES D'HABITAT 238
II. *MICROCAECULUS SABULICOLA* FRANZ 1952, *CAECULIDAE* DES DUNES LITTORALES 240
A. Localisation géographique — Histoire géologique récente — Climatologie sommaire 240
B. Dynamisme et structure de la dune et répartition de *Microcaeculus sabulicola* 241
C. Conditions de vie dans le sable des dunes littorales 249
D. Quelques remarques à propos de la vie sabulicole de *Microcaeculus sabulicola* 251
E. Répartition des *Caeculidae* sabulicoles littoraux 252
III. L'HABITAT D'*ALLOCAECULUS CATALANUS* FRANZ 1954 SUR LES ROCHERS LITTORAUX 253
A. Introduction 253
B Géologie et climatologie sommaire 255

Source : MNHN, Paris

C. La couverture végétale des schistes littoraux 235
D. Distribution d'*Allocaeculus catalanus* au sein des formations végétales littorales. 237
E. Répartition d'*Allocaeculus catalanus* Franz 1954 239
IV. *MICROCAECULUS STEINERI DELAMAREI* n. ssp., *CAECULIDAE* LAPIDICOLE 260
A. Localisation géographique — Ambiance végétale 260
B. Répartition de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. sur la falaise. 261
V. *MICROCAECULUS HISPANICUS* FRANZ 1952 ET SON HABITAT LITHOCLASIQUE DANS UN VALLON DES ALBÈRES 262
A. La couverture végétale et le milieu 262
B. Répartition de *Microcaeculus hispanicus* 264
VI. *CAECULUS ECHINIPES* DUFOUR 1832, *CAECULIDAE* DES HAUTES MONTAGNES DE L'EMPIRE HOLARCTIQUE 266
A. Localisation, conditions de vie en haute montagne, couverture végétale 267
B. Répartition de *Caeculus echinipes*. 269
1) Répartition dans la station du Col des Cortalets 269
2) Répartition altitudinale 269
Conclusion 271
CONCLUSION GÉNÉRALE 272
ANNEXE. 276
BIBLIOGRAPHIE. 280

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Avant d'aborder l'exposé de nos recherches et des résultats obtenus, c'est pour nous un agréable devoir d'exprimer notre reconnaissance à tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, nous ont apporté leur aide dans la réalisation de ce travail.

Notre gratitude va tout d'abord à Monsieur le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, qui a dirigé notre travail. La richesse de ses connaissances, sa largesse de vue, son enthousiasme scientifique et la nature toujours bienveillante de ses conseils furent pour nous un soutien intellectuel et moral inestimable. Qu'il soit assuré de notre profond attachement.

Monsieur le Professeur P. DRACH, Directeur du Laboratoire Arago, a bien voulu nous faire l'honneur de présider ce jury. Nous le prions de croire à l'expression de toute notre gratitude et à l'assurance de notre respectueux dévouement.

Monsieur le Professeur B. POSSOMPES, a bien voulu accepter de juger ce travail; qu'il trouve ici l'expression de nos sincères remerciements et l'assurance de notre profond respect.

Nous sommes très sensible à la présence dans notre jury de Monsieur le Professeur VACHON et tenons à l'assurer de toute notre gratitude.

Madame ATHIAS-HENRIOT a bien voulu apporter dans ce jury la caution de l'Acarologie, nous l'en remercions bien vivement.

En nous faisant l'honneur de nous choisir comme Assistant, Monsieur le Professeur PETIT, Directeur Honoraire du Laboratoire Arago, nous a offert la chance d'être dans une station de terrain dont les possibilités étaient propres à enthousiasmer un naturaliste. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

Monsieur le Professeur F. GRANDJEAN, Membre de l'Institut, dont l'œuvre fut pour nous un modèle, nous a donné le privilège de participer à des entretiens extrêmement enrichissants. Qu'il trouve ici le témoignage de notre profonde admiration.

La générosité du Professeur Herbert FRANZ de la Hochschule für Bodenkultur, Institut für Bodenforschung de Vienne, Autriche, qui nous communiqua pour étude son inestimable collection, fut déterminante dans l'orientation de ce travail.

Le regretté Marc ANDRÉ nous a toujours accueilli très cordialement dans son Laboratoire et nous a beaucoup aidé pour notre documentation.

Notre ami L.-Ph. KNOEPFFLER, Maître de Recherche au C.N.R.S. nous a apporté deux choses aussi rares l'une que l'autre : son soutien dans une collaboration constructive et sa remarquable expérience dans l'art de bien vivre sur le terrain. Un grand et chaleureux merci.

Monsieur J. TRAVE, Maître de Recherche au C.N.R.S., à la compétence de qui nous devons de précieux renseignements et de la documentation, a bien voulu relire attentivement notre manuscrit; nous lui adressons nos bien vifs remerciements.

Ce n'est jamais en vain que nous avons fait appel, dans le domaine de la Botanique, à l'aide de notre ami BAUDIÈRE, Maître-Assistant au C.S.U. de Perpignan. Nous l'en remercions chaleureusement.

Nous tenons à remercier bien vivement les nombreux spécialistes d'Acarologie ou de microfaune du sol qui nous ont communiqué leurs collections ou leurs récoltes de *Caeculidae* :

P. BERON, Institut Zoologique de l'Académie des Sciences bulgare, Sofia, Bulgarie; B. BESSARD, I.N.R.A., Laboratoire de la faune du sol, Dijon, France; P. CASSAGNAU, Faculté des Sciences de Tou-

Source : MNHN, Paris

louse ; F. di CASTRI, Universidad de Chile ; R. COVARRUBIAS, Universidad de Chile, Santiago du Chili ; F. FEIDER, Universitatea « Al. I. Cuza », Jassy, Roumanie ; W. KUHNELT, Zoologisches Institut der Universität, Vienne, Autriche ; M. KUNST, University Karlovy, Prague ; R. F. LAWRENCE, Albany Museum, Grahamstown, Afrique du Sud ; C. LIONS, C.N.R.S., Faculté des Sciences de Marseille ; M. LUXTON, Molslaboratoriet, Femmøller, Jylland, Danemark ; S. B. MULAIK, University of Utah, Salt Lake City, Utah, U.S.A. ; W. NOODT, Zoologisches Institut der Universität, Kiel, Allemagne ; T. ORGHIDAN, Institutul de Spelogia « E. Racovità », Bucarest, Roumanie ; N. POINSOT, Faculté des Sciences de Marseille ; R. SCHUSTER, University of California, College of Agriculture, Davis, Californie, U.S.A. ; R. W. STRANDTMANN, Texas Technological College, Luhbock, Texas, U.S.A. ;

L'étude d'un groupe zoologique à l'échelle mondiale ne pouvait être menée à bien sans le concours des Conservateurs des Muséums d'Histoire Naturelle et des collections acarologiques. Nous avons trouvé auprès d'eux une aide précieuse et une grande compréhension ; qu'ils soient assurés de toute notre gratitude :

G. E. BORNEMISSZA, C.S.I.R.O., Canberra, Australie ; H. BRYAN et N. WILSON, Berenice P. Bishop Museum, Honolulu Hawaï ; R. E. CRABILL, Smithsonian Institution, U.S. Museum, Washington, U.S.A. ; J. A. L. COOKE, The american Museum of Natural History, New-York, U.S.A. ; W. R. ENNS, College of agriculture University of Missouri, Columbia, U.S.A. ; H. R. HAEFELFINGER, Muséum d'Histoire naturelle de Bâle, Suisse ; K. H. HYATT, British Museum, Londres, Grande-Bretagne ; D. E. JOHNSTON, Institute of Acarology, Wooster, Ohio ; G. W. KRANTZ, Oregon State University, Corvallis, Orégon, U.S.A. ; B. LAMORAL, Natal Museum Petermaritzburg, Afrique du Sud ; D. C. LEE, The south Australian Museum, Adelaïde, Australie ; H. W. LEVI, Museum of Comparative Zoology Cambridge, Mass., U.S.A. ; C. NEWLANDS, Transvaal Museum Pretoria, Afrique du Sud ; F. PEGAZZANO, Stazione di Entomologia Agraria, Florence, Italie ; E. POPP, Zoologisches Sammlung des Bayerischen States, Munich, Allemagne ; C. RACK, Zoologisches Museum, Hamburg, Allemagne ; C. W. RAMSAY, D.S.I.R. Nelson, Nouvelle-Zélande ; P. A. J. RYKE, Potchefstroom University, République d'Afrique du Sud ; M. VACHON et M. NAUDO, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris ; M. M. H. WALLACE, C.S.I.R.O. Wembley, Western Australia.

Nous n'aurions garde d'oublier le Personnel du Laboratoire Arago, et plus spécialement celui du Centre d'Écologie Méditerranéenne du Mas de la Serre, MM. CLARA, DURAN, FONS, MONTE, et SAUVY, à la collaboration desquels nous avons souvent fait appel.

Nos remerciements vont également aux personnes qui nous ont aidé dans la réalisation matérielle de notre manuscrit : M^mes^ BLAZY et PANOUSE, qui ont assuré avec efficacité la dactylographie ; M^elles^ M. J. NEGRE, et J. ROUCET et M. CHRISTOL qui ont exécuté les deux cartes de répartitions, quelques graphiques et effectué le lettrage de nos figures ; M. LECOMTE, qui a réalisé les clichés macrophotographiques et assuré le tirage de nos photos ; enfin, le personnel de la bibliothèque, M^mes^ DUMAZERT, CLARA, JORDA, SAINT-HILAIRE, qui ont su associer le soin et l'empressement.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La Systématique est une discipline dont l'évolution procède d'une succession d'approximations, définies sous l'impulsion de progrès acquis le plus souvent dans d'autres domaines de la Biologie (Caryologie, Immunologie, Génétique des populations, Éthologie...) ou résultant de véritables révolutions techniques (Microscopie électronique à balayage, Ordinateurs,...). Elle constitue, en retour, une Science fondamentale pour de nombreuses disciplines et même pour celles qui furent pour elle un facteur de progrès. Ce n'est donc pas une activité périmée, figée en marge des autres disciplines biologiques, sa qualité conditionnant d'ailleurs absolument celle de certaines d'entre elles telles que l'Écologie, la Physiologie et la Biogéographie.

Nos connaissances sur la Systématique des Acariens sont particulièrement indigentes et, surtout, lacunaires. Les Prostigmates libres, *Actinedida* Van der Hammen 1968, sont tellement mal connus qu'un spécialiste ne peut sincèrement prétendre parvenir à une détermination exacte dans de nombreuses familles, avec le seul secours de la littérature.

Afin de nous intégrer utilement aux activités du groupe de recherches qu'anime, dans le domaine de l'Écologie et de la Biologie du sol, notre Maître, le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, nous avons envisagé d'apporter notre contribution à l'étude des *Actinedida*.

Les raisons qui nous ont guidé vers le choix des *Caeculidae* sont multiples.

Nous avions la possibilité de procéder à des observations directes sur le terrain dans une région offrant les principaux biotopes qu'ils fréquentent, depuis le littoral méditerranéen jusqu'au domaine des hautes montagnes.

Ils constituent d'autre part un groupe très homogène et si bien individualisé et isolé, que la création d'une super-famille était pleinement justifiée : *Caeculoidea* Ewing 1934.

À l'intérêt d'une entité systématique bien définie, s'ajoute celui d'un groupe modeste dont on peut envisager l'étude à l'échelle mondiale (90 espèces environ). Seule, une appréhension globale de ce groupe monolithique pouvait nous donner la chance de voir s'exprimer diverses formes soulignant des tendances évolutives et permettant de mieux saisir en fait, son unité et ses affinités.

Les *Caeculidae* sont enfin des Prostigmates libres qui ont conservé de nombreux traits primitifs. Ils permettent donc d'établir des comparaisons avec d'autres *Actinotrichida* primitifs tels que les *Endeostigmata* et certains Oribates, pour servir à leur tour d'élément relais de référence pour des Prostigmates plus évolués. Ce rôle de plateforme intermédiaire ne fut pas la moindre de nos motivations. Nous avons voulu donner un caractère didactique à notre mémoire, de manière à contribuer modestement à faire connaître quelques aspects d'une œuvre remarquable, dense, précise et considérable, celle du Professeur François GRANDJEAN. Elle a profondément marqué notre travail ; il est regrettable qu'elle ne soit pas mieux connue et que de nombreux Acarologistes croient trouver dans son apparence ésotérique une raison suffisante pour l'ignorer. Toute Science est hermétique dès l'instant où elle repose sur des définitions précises et où elle a donné lieu à l'énoncé de lois qui lui sont propres. Pour les connaître, en Acarologie, il suffit de lire les travaux de GRANDJEAN. Ils concernent presque exclusivement les *Actinotrichida* et ont surtout été consacrés aux *Endeostigmata* et aux Oribates, ces derniers ayant fait l'objet de la plupart des 243 publications actuellement parues de cet auteur. Nous ne devons toutefois pas être aussi exclusif, et il est certain que le volume et la densité de cette œuvre dispersée dans une multitude de publications toutes aussi fondamentales les unes que les autres, soient de nature

Source : MNHN, Paris

à faire reculer des Acarologistes dont les travaux ne concernent pas les Oribates ou qui ne pratiquent pas couramment notre langue. Sous l'impulsion de Van der HAMMEN, la Société des Acarologues de Langue française élabore un glossaire susceptible de faciliter la compréhension des travaux de l'École de GRANDJEAN, tout en contribuant à l'uniformisation de la nomenclature à travers les différents groupes d'Acariens. Cette dernière préoccupation, qui est capitale dans l'élaboration d'une Systématique moderne, devra partir des données acquises chez les *Actinotrichida* primitifs, et établies surtout chez les Oribates, pour s'étendre progressivement aux autres groupes. C'est dans le cadre de cet effort que se situe notre travail.

Il n'en demeure pas moins que la lecture des publications de GRANDJEAN, effectuée parallèlement à des observations sur le même matériel, donnera toujours d'inestimables leçons de recherche et de réflexion, dont l'intérêt dépasse le cadre des Acariens.

Les connaissances sur les *Caeculidae* étaient extrêmement réduites. Il s'agissait le plus souvent de simples descriptions d'espèces. On notait toutefois, des études d'immatures (NEVIN, 1945) et des recherches dans le domaine de la morphologie (BERLESE, 1888; ANDRÉ, 1934; KRATOCHVIL, 1962; PIFFL, 1963). C'est à H. FRANZ que revient le mérite d'avoir fait une révision qui fit apparaître une certaine diversité dans cette famille. GRANDJEAN (1944) leur a consacré une courte note et les cite dans plusieurs publications d'intérêt général :

Nous avons envisagé l'étude des *Caeculidae* à deux niveaux :

— dans le cadre régional en ce qui concerne la Biologie ;
— sur le plan mondial pour la morphologie et la systématique.

Nous avons tenu pour cela à examiner tous les types actuellement accessibles dans les Musées.

Notre essai monographique se compose de deux parties. Le présent mémoire, qui constitue le travail de base, sera suivi d'une révision systématique de la famille.

Ce mémoire débute par une partie qui ne constitue pas dans notre esprit un chapitre traditionnel et d'intérêt secondaire. Elle est consacrée aux techniques et au dessin ; elle concerne donc deux étapes fondamentales : l'acquisition des données et leur exposé.

L'étude de la morphologie générale du squelette chitineux devait être notre première démarche. Afin de replacer ces structures dans un contexte évolutif plus large, nous rappelons brièvement quelques-unes des données fondamentales de l'œuvre de GRANDJEAN, à l'occasion de l'application aux *Caeculidae* des plus récentes théories relatives à la segmentation des *Actinotrichida*. *Caeculus echinipes* Dufour 1832 et *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. constituent les éléments de référence d'une étude comparative effectuée à deux niveaux : au sein de la famille et dans l'ensemble des *Actinotrichida*.

La chétotaxie, dont la variabilité se superpose à la rigueur sobre d'un canevas ancestral commun, offre un matériel de choix pour une étude ontophylogénétique fondée sur les modifications que subissent ces petits organes insignifiants qui échappent vraisemblablement à l'influence du milieu tout en restant sous l'emprise de tendances évolutives profondes que révèle leur comportement.

Le premier chapitre est consacré aux prélarves dont la morphologie étrangement régressive doit être replacée dans un contexte plus large pour être pleinement comprise. Les stases actives font l'objet du second chapitre pour lequel nous avons retenu deux centres d'intérêt : la chétotaxie dorsale du corps qui constitue une entité topographique commode, démonstrative et utile, et la chétotaxie des appendices qui pose des problèmes fort délicats.

Nous consignons dans une dernière partie les observations que nous avons faites dans le domaine de la Biologie du développement, de l'Éthologie et de l'Écologie. Dans les Pyrénées-Orientales, le vaste éventail de biotopes qui résulte de la variété des substrats et de la condensation géographique de la zonation, offre aux *Caeculidae*, la possibilité de faire un choix révélateur de leurs exigences.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

TECHNIQUES ET MÉTHODES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Nous nous proposons d'exposer dans ce chapitre les techniques utilisées pour cette étude au cours des différentes étapes menant de la récolte des animaux sur le terrain à l'analyse de leurs caractères. Les diverses conventions et la terminologie élémentaire qui nous paraissent indispensables pour une bonne compréhension des chapitres ultérieurs seront ensuite exposées.

C'est à dessein que des techniques de préparation, des conventions de dessin et des principes d'analyse onto-phylogénique des caractères se trouvent rassemblés sous un même titre. Beaucoup considèrent par exemple le dessin comme une activité d'intérêt tout à fait secondaire et appartenant à un siècle révolu. Les figures claires et précises faciliteront la compréhension du texte et leur élaboration soulèvera souvent des problèmes qui conduiront l'auteur vers une analyse plus aiguë des caractères et des faits. La préparation convenable des pièces et leur orientation précise sont également essentielles.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

TECHNIQUES DE RÉCOLTE

Les *Caeculidae* adultes sont d'une taille suffisante pour être aisément repérés et capturés à la main, et la *chasse à vue* est la méthode qui a fourni la plupart des spécimens dont il est question dans la littérature. Nous la pratiquons *pour les espèces qui vivent sur les roches nues* et qui sont capturées à l'aide d'un pinceau humide d'aquarelliste. Elle ne présente aucune difficulté pour les formes sombres et propres comme *Caeculus echinipes* Duf. qui se rencontrent parfois en nombre sous les plaques gélives en montagne, ou pour des animaux relativement gros tels que *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., qui se tiennent immobiles sous les pierres calcaires claires de certains éboulis. On peut également repérer de petites espèces, voire même des formes homochromes lorsqu'elles sont en activité. Quand les conditions météorologiques le permettent, il est possible de récolter un grand nombre de *Microcaeculus sabulicola* Fr. qui circulent sur le sable nu et ensoleillé des dunes littorales ; mais on les perd de vue dès qu'ils s'immobilisent. *L'homochromie et l'immobilisation réflexe* sont des phénomènes qui *gênent singulièrement la recherche directe* des *Caeculidae* lorsque ces animaux se trouvent *dans les mêmes couches d'humus brut* qu'ils affectionnent particulièrement où si leur cérotégument a absorbé la poussière ferrugineuse ou grisâtre des anfractuosités des rochers qu'ils peuplent. *Allocaeculus catalauus* peut être brunâtre et immobile comme un débri végétal, ou limoneux et grumeleux comme l'argile de déralcification qui recouvre les parois des fentes de beaucoup de roches calcaires. On est alors obligé d'avoir recours à des méthodes d'extraction automatiques telles que l'appareil de Berlese. Mais là encore, de nouvelles difficultés surgissent. Les *milieux* que peuplent les *Caeculidae* sont particulièrement *arides*, avec une *microfaune généralement peu importante*, et les prédateurs que sont *ces Acariens sont de ce fait peu abondants. Il est donc souhaitable de concentrer la population* en éliminant les gros débris à l'aide d'un ***tamis Winckler*** par exemple. Mais le prélèvement est encore volumineux et contient en forte proportion, une fine poussière assez caractéristique de ces milieux ouverts et desséchés. Sous l'effet de l'activité des Arthropodes, cette poussière impalpable coule à travers le tamis et s'accumule dans le tube, où elle constitue un sérieux handicap au moment du tri. Il faut alors avoir recours au ***double tamisage*** que l'on effectue à l'aide de deux éléments d'une colonne à granulométrie. Le premier tamis à mailles de 4 mm, laisse passer les adultes entr'autres et le second, avec ses mailles de 250 µ est susceptible de retenir les larves tout en laissant s'échapper les éléments fins. *Le matériel soumis à ce double tamisage peut être de plusieurs types :*

— humus brut pelliculaire recueilli, sur les rochers sous des plantes en coussinet, ou au sol dans des endroits arides ;
— mousses et lichens décollés de leurs rochers par raclage et brossage ;
— masse de roches feuilletées redressées vers la surface et constituant des lithoclases ;
— produits de brossage des faces de grandes lithoclases ou de plaques gélives ;
— cailloutis.

Malheureusement, cette méthode ne permet pas d'éliminer le *sable dunaire* fin dans lequel on rencontre *M. sabulicola* Fr. Le *lavage* est, en revanche, *particulièrement efficace*. Le sable et l'humus

Source : MNHN, Paris

brut de la mince litière épipsammique sont hrassés dans l'eau d'un grand récipient. Le sable tombe au fond, et l'eau non décantée est immédiatement filtrée à travers un tamis à mailles fines. Les débris retenus sont égouttés et déposés sur la grille d'un extracteur de BERLESE.

La chaleur produite par l'ampoule de l'appareil n'est pas de nature à inquiéter un *Caeculidae* qui vit sur des rochers dont la température s'élève fortement en été. *Certains* passent à travers le tamis alors que d'autres *se dorent sous la lampe*. La ***fumée de tabac***, répandue en nappe sur le matériel en cours d'extraction *excite vivement les animaux qui tombent à travers la grille* au cours de leur tentative de fuite. Nous utilisons un tube de verre façonné en porte-cigarette et muni d'une poire de caoutchouc. La fumée aspirée par la poire est lentement rejetée en lourd nuage sur le prélèvement qu'on aura eu le soin de laisser s'échauffer auparavant. La fumée s'accroche aux débris, excite les animaux puis se dissipe rapidement sans les endormir. Cette technique permet d'extraire des animaux peu mobiles qui descendent rarement avec les méthodes habituelles, comme c'est le cas pour les formes immatures de certains Oribates. En fait, l'utilisation de la fumée de tabac pour l'extraction des Arthropodes n'est pas nouvelle. ORMAY publia en 1890 les plans d'un appareil qui lui permettait d'extraire les micro-coléoptères de l'humus en utilisant la fumée de tabac sans être incommodé[1].

Si l'on *désire extraire des animaux vivants*, on peut évidemment, *les recueillir dans des tubes à sec* étant donné qu'ils ne peuvent pas s'enfuir, car ils glissent sur le verre, et qu'ils ne souffrent pas de la dessication. Pour obtenir des *Caeculidae* en quantité suffisante, *il faut une grande surface d'extraction* et, dans l'inconfort du terrain, les installations de batteries portatives de Berlèse s'avèrent vite encombrantes et relativement peu efficaces. *Nous avons alors imaginé un système faisant interveuir des bacs de plastique* du type de ceux qu'utilisent les photographes (fig. 1 T, A et B).

Le *fond d'un premier plateau* est découpé et remplacé par une *grille de laiton* à grosses mailles (3 mm d'ouverture) la soudure s'effectuant simplement en incrustant le tamis métallique dans la matière plastique ramollie à la chaleur d'une flamme. On superpose à cette première grille *g*, une toile de laiton *t* dont les mailles ont 1 mm d'ouverture. Cette toile métallique centrale laisse autour d'elle une auréole d'un centimètre de large. Enfin, quelques points de soudure la fixent à la grille inférieure.

Le plateau ainsi équipé est *emboité dans un de ses homologues* qui n'a subi aucune modification. Le modèle utilisé est tel qu'ils s'empilent en ménageant entre leurs fonds, un espace d'un centimètre. L'échantillon concentré ou non déposé sur le tamis de façon à constituer une couche assez mince *ec*, qui ne déborde pas les limites de la toile centrale. On le chauffe ensuite à l'aide d'une lampe, ou simplement au soleil. Le plateau est alors enfumé *f* à trois reprises avec un intervalle d'une demi-heure. Lorsque cela est possible, on place la lampe chauffante *l* de manière à ce que l'éclairage parvienne obliquement d'un seul côté. Le *phototactisme* positif, qui est très marqué chez ces animaux, s'ajoutant au *désir de fuite*, la plupart d'entr'eux *se précipitent vers le côté éclairé et tombent dans le plateau inférieur* en passant à travers les grosses mailles qui cernent la toile centrale.

Les déplacements des divers Arthropodes entraînent la chute d'une petite quantité de débris auxquels sont mêlés les Acariens. L'enfumage du plateau inférieur permet de révéler la présence des *Caeculidae* qui s'agitent immédiatement, et qui sont le plus souvent rassemblés près du côté éclairé. Il suffit alors de les capturer au pinceau.

Les plateaux présentent pour cet usage de *multiples avantages par rapport à l'entonnoir de BERLESE* :

- leur surface est nettement plus grande pour un encombrement moindre ;
- pour les extractions en campagne, ils constituent un colis plus compact et plus léger ;
- enfin ils ne nécessitent aucun support.

Nous avons vérifié l'efficacité de cette méthode qui s'est avérée très satisfaisante. Il est toujours préférable de procéder à l'extraction immédiatement après la récolte, mais on peut y surseoir pendant quelques jours sans inconvénients en conservant l'échantillon au frais dans un sac de polyéthylène.

Les spécimens destinés aux études morphologiques sont conservés dans de l'alcool à 70°. D'autres sont fixés, en vue de l'histologie, au Halmi, sous vide, leurs pattes ou une partie du corps ayant été sectionnées dans un bain de Ringer afin de faciliter la pénétration du fixateur.

Les animaux vivants, en attente, sont conservés, au Laboratoire, dans des cellules ouvertes constituées par des creusets filtrants à verre fritté.

1. Nous remercions vivement M. G. VANMUR, Chargé de Recherche au C.N.R.S., qui a eu l'amabilité de nous faire connaître cette publication en nous communiquant la traduction du texte latin.

Source : MNHN, Paris

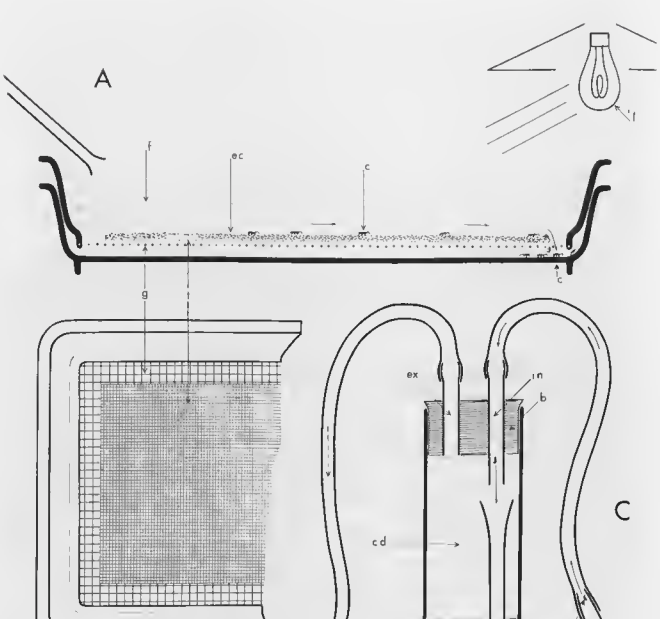


FIG. 1. — A, B : Bacs d'extraction. A : Coupe schématique montrant les deux bacs emboîtés l'un dans l'autre, et les *Caeculidae* (*c*) attirés par la lumière (*l*) et excités par la fumée quittant l'échantillon (*ec*) supporté par le tamis (*t*) pour tomber finalement dans le plateau inférieur à travers les grosses mailles (30 mm) de la grille (*g*) ; B : Bac supérieur en projection horizontale, vue partielle ; C : Aspirateur-distributeur réalisé pour transférer sans traumatisme les Collemboles (*co*) de leur élevage dans les cellules des *Caeculidae* ; *b*, bouchon ; *cd*, chambre à dépression ; *co*, Collembole ; *ex*, tube exhalant ; *in*, tube inhalant ; *tb*, tube récepteur distributeur.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Nous avons surtout fait des élevages *en vue d'obtenir la ponte* (voir chapitre consacré aux œufs et aux prélarves).

La *difficulté principale* réside dans la *récolte et la distribution de la nourriture vivante* qui convient à ces animaux. Il leur faut une proie plus petite qu'eux, active, mais incapable de quitter la cellule tout en étant susceptible de supporter, un certain temps, les conditions microclimatiques qui y règnent. Certains Collemboles Arthropléones à furca réduite conviennent parfaitement. Ils sont extraits au Berlèse dans un tube à sec, contenant du papier filtre humide. Ils peuvent être conservés en élevage dans des cellules à verre fritté fermées, enchassées sur du sable humide, et dans lesquelles on dépose quelques grains de levure de boulanger. L'opération délicate consiste à *transférer ces Collemboles* de leur cellule d'élevage ou de leur tube d'extraction *dans des élevages de Caeculidae*. Nous avons à cet effet, réalisé un ***aspirateur-distributeur*** (fig. 1, C) en apportant quelques modifications au modèle proposé par G. SINGER (1964) pour récolter les petits Arthropodes directement en alcool.

La chambre à dépression *cd*, est constituée par un large tube de matière plastique semi-transparent, obturé par un bouchon *b* à chacune de ses extrémités. L'un d'eux est traversé par les tubes inhalant *in*, et exhalant *ex*. L'autre contient un tube *tb*, qui est fermé par un bouchon à son extrémité extérieure, et dont le bout, qui dépasse à l'intérieur du corps de l'aspirateur, est façonné en entonnoir. C'est en face de l'ouverture de ce dernier qu'aboutit le tube inhalant. Le Collembole *co*, est aspiré par l'extrémité étroite du tube de verre étiré que porte le flexible en caoutchouc qui le conduit dans la chambre à dépression. Entraîné par son élan, l'*animal passe du tube inhalant dans le petit entonnoir* qui lui fait face, et se retrouve au fond du tube. Il est préférable de tenir le corps de l'aspirateur vertical ou légèrement oblique. Il *suffit alors de retirer le petit bouchon* au-dessus de l'élevage de *Caeculidae* et de *souffler légèrement*. Le Collembole se trouve ainsi *transféré sans traumatisme*.

L'élevage des Caeculidae a été envisagé de diverses manières, ne réussissant en fait qu'à les faire survivre car l'ambiance d'un laboratoire n'a rien de commun avec les conditions de vie qui sévissent dans les milieux extrêmes où ils habitent.

La méthode la plus proche des conditions naturelles fut en fait la plus simple. Des *terrariums de plein air* ont été installés sur une terrasse au CENTRE D'ÉCOLOGIE MÉDITERRANÉENNE DU MAS DE LA SERRE à BANYULS-SUR-MER, aménagée pour l'élevage d'animaux de la région. Cet endroit qui est largement dégagé vers le sud et protégé des vents du nord convenait particulièrement bien à *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. pour lequel de petits éboulis ont été constitués à l'aide de cailloux de la station type entassés au milieu de bacs de matière plastique. Les parois subverticales lisses, empêchent les évasions. Afin d'éviter la noyade en cas de pluie et pour favoriser le drainage, les bacs étaient légèrement inclinés et munis de deux évacuations obturées par de la toile de nylon. On pouvait craindre les effets du vent ou des pluies violentes ; en fait, les pertes furent minimes et une microfaune lapidicole s'est rapidement installée servant de nourriture à nos pensionnaires dont il fut désormais inutile de s'occuper à ce sujet. Ces terrariums accessibles à tous moments et contenant des animaux d'âge connu, ont permis de faire facilement des observations immédiatement vérifiées sur le terrain.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

TECHNIQUES DE PRÉPARATION ET D'OBSERVATION

La présente étude sur les *Caeculidae*, a porté presque exclusivement sur les caractères de leur squelette chitineux. Nous avons employé surtout, certaines méthodes qui furent mises au point par F. GRANDJEAN, pour l'étude des Orihates (GRANDJEAN, 1949, TRAVE, 1965). Nous les rappellerons brièvement pour souligner leur intérêt, et nous nous étendrons plus longuement sur les techniques que nous avons modifiées, ou adaptées à notre matériel.

I – OBSERVATION DANS L'AIR À LA LUMIÈRE RÉFLÉCHIE

L'observation des animaux vivants sous microscope stéréoscopique est susceptible d'apporter, de précieux *renseignements sur leur aspect*, leurs couleurs, la qualité de surface de leur tégument, la disposition de leurs poils... La technique du ***bloc de charbon poreux***, de GRANDJEAN (1949, p. 363-364, fig. 1) (TRAVE, 1955, fig. 1) *permet d'étendre ces observations à du matériel de collection* conservé en alcool, tout *en évitant de le voir se dessécher.*

L'animal est déposé sur la face plane d'un bloc de charbon poreux imbibé d'alcool dont l'évaporation entretient autour de l'Acarien une atmosphère quasi saturée.

Le bloc est alimenté en alcool par un syphon capillaire, qui déverse à proximité de l'Acarien, le contenu d'un petit réservoir. Quand l'alcool qui recouvrait sa surface s'est évaporé, l'animal offre un aspect très proche de celui qu'il aurait vivant. GRANDJEAN, conseille comme éclairage une source lumineuse aussi large que possible, émettant une lumière diffuse. L'animal éclairé latéralement apparaît sur le fond noir mat du charbon humide. Bien qu'une cuve à eau absorbe une partie de la chaleur de la lampe, il convient de réhumecter assez souvent l'animal dès qu'il manifeste des signes de flétrissement. Il suffit pour cela de rapprocher de l'Acarien le point d'alimentation en alcool. On l'éloigne ensuite, puis on recommence.

II – OBSERVATION PAR TRANSPARENCE DANS UN MILIEU DE MONTAGE

A – PRÉPARATION DES PIÈCES

Il s'agit de *débarrasser le squelette chitineux des masses musculaires et des organes* qui nuisent à la transparence de la pièce. Il faut parfois également décolorer partiellement ou totalement le tégument lui-même.

Source : MNHN, Paris

L'acide lactique dissout très bien les chairs (sauf leurs graisses), *tout en respectant le complexe chitino-protéique du squelette*. En ce qui concerne les Acariens, GRANDJEAN (1949 c et 1952 c) a exposé son emploi d'une façon détaillée, et TRAVE (1965, p. 33) en a résumé l'essentiel.

Nous avons traité les prélarves des *Caeculidae* comme il est conseillé de le faire avec des ***Acariens à téguments minces*** et relativement fragiles, en les immergeant, à la sortie de l'alcool, dans un bain d'*acide lactique froid*, pur ou dilué (2 volumes d'acide lactique pour un volume d'eau distillée). Un *chauffage modéré* permet de parfaire l'éclaircissement et le gonflement de l'animal. Les larves, les proto et deutonymphes, s'éclaircissent parfois assez bien par un simple chauffage dans l'acide lactique pur. Mais le plus souvent, surtout ***chez les adultes***, il faut avoir recours à des *méthodes plus directes*. Leur corps est gorgé de substances lipidiques qui se condensent en globules, et il contient surtout des granules crayeux opaques qui sont probablement des urates. Enfin, il ne faut pas s'étonner de rencontrer quelques difficultés lorsqu'on tente de vider de leur substance d'aussi gros Acariens en faisant agir l'agent éclaircissant à travers le tégument qui est lui-même épais. Voici comment procéder :

Placer l'animal qui a déjà fait un assez long séjour en alcool dans une salière contenant de l'acide lactique pur froid où il doit rester quelques jours si possible. Chauffer ensuite progressivement la salière sur une platine chauffante jusqu'à une assez forte température. Les animaux deviennent turgescents, leurs pattes s'étendent, leurs téguments s'assouplissent. Déposer alors chaque Acarien sur une lame à concavité dans une goutte d'acide lactique, puis le tirer au sec, afin de ne pas être gêné par les ménisques que feraient les aiguilles dans la surface libre de l'acide au cours de la dissection qui va suivre. Se munir de deux aiguilles coudées, l'une servant à maintenir l'animal alors que l'autre plus fine et plus acérée est enfoncée au milieu de la région dorsale de la membrane articulaire trochantéro-coxale d'une patte. Tirer alors la patte vers l'extérieur à l'aide de cette aiguille pour la détacher du corps. *Les huit pattes ayant été ainsi arrachées, mettre le corps dans l'alcool éthylique dilué*. Sous l'effet de la surpression qui s'établit à l'intérieur du corps, *la substance qui l'emplit est rejetée par les ouvertures des pattes*. Au bout de quelques minutes, remettre le corps dans un bain d'alcool dilué. Aider enfin l'expulsion de ces matières fluidifiées en appuyant sur le dos à l'aide d'une aiguille que termine une minuscule boucle métallique. Replacer le corps dans l'acide. A ce moment tenter de le débarrasser des masses de cérotégument qui empâtent les poils chez certaines espèces. L'action des différents bains ayant fortement contribué au décollement de cette substance, achever celui-ci délicatement à l'aide de deux aiguilles.

Beaucoup de *Caeculidae* ont alors une couleur ambrée et leur transparence est suffisante pour permettre leur étude au microscope. Chez d'autres, au contraire, les régions sclérotisées sont fortement mélanisées ; c'est le cas des sclérites dorsaux chez *Caeculus* ou des pattes des genres *Allocaeculus* et *Neocaeculus*. Dans ces deux derniers cas, les téguments des *appendices sont noir de poix* et demeurent le plus souvent absolument *opaques*.

Pour obtenir leur ***décoloration*** il suffit de les faire macérer à chaud dans un mélange, en quantité égale, d'***acide lactique*** pur et d'***eau oxygénée*** à 30 volumes. La proportion de ce second produit peut-être utilement augmentée. La décoloration n'a généralement lieu qu'au bout d'un quart d'heure environ. La réaction s'effectuant à une température voisine de celle de l'ébullition, il faut surveiller de très près sa progression pour retirer la pièce avant qu'elle ne soit détériorée. Cette technique donne d'excellents résultats, mais il convient d'être vigilant car la catastrophe suit de très près la réussite parfaite. Le ***Diaphanol*** donne également d'excellents résultats, et il offre l'avantage d'être très efficace à une température modérée, sans dommage pour le matériel.

Ainsi traitées, les pièces peuvent être immédiatement étudiées, mais la ***coloration en masse*** est très utile car elle souligne parfois des structures et révèle souvent d'intéressants détails. Celle qui donne les résultats les plus satisfaisants est la coloration ***au Noir Chlorazol***[1]. L'intérêt de ce colorant en technique d'étude biologique fut incidemment découvert par CANNON qui consacra deux notes à la publication de ses propriétés. En 1937, il fit état de ses affinités tinctoriales pour la cuticule, le noyau, et les chromosomes, puis étendit en 1941 ses applications dans divers groupes zoologiques, et dans le domaine de la Botanique.

J. CARAYON (1960), après d'autres, vient de faire une mise au point sur son emploi en anatomie microscopique chez les Insectes. CALS l'utilise pour les Crustacés.

Nous avons été essentiellement intéressé par la ***technique de coloration cuticulaire totale***.

1. C'est le « chlorazon Black E » suivant la terminologie de la « British Dyvestuffs Corporation ». Il est encore connu sous les appellations de « Erie Black GX 00 » et « Pontamine Black E ». Il n'est pas fabriqué en France, et nous utilisons celui des établissements Garr à Londres.

Source : MNHN, Paris

Elle présente quelques variantes, mais elle peut se résumer ainsi : l'animal ou une de ses parties est tout d'abord réduit à son squelette chitineux par l'action de la potasse qui présente en outre l'avantage d'assurer éventuellement sa dépigmentation.

La pièce est ensuite colorée dans une solution potassique ou alcoolique plus ou moins diluée de Noir Chlorazol. Les solutions les plus étendues ont une action plus fine, mais moins rapide que celles qui sont relativement plus concentrées. Nous avons conservé l'acide lactique comme agent éclaircissant car il a une action plus douce que celle de la potasse. Il ramollit moins les téguments, et son usage simplifie les manipulations en évitant des changements de bains qui, dans certains cas, seraient forts délicats.

Les premiers essais furent assez décevants. La coloration ne se manifestait qu'au niveau de l'endostracum, et n'affectait jamais l'ectostracum dans les zones mélanisées et sclérotisées. Les spécimens utilisés, étaient parfaitement vidés de leur substance, et leur pigmentation considérablement atténuée. Ils étaient tout au plus, jaune paille. Par contre, des animaux que nous avions préalablement rendus hyalins par l'action du mélange eau oxygénée-acide lactique donnèrent d'excellents résultats.

Le colorant ne pouvait donc se fixer que sur l'endostracum et sur un ectostracum absolument hyalin. Existait-il des différences d'ordre chimique entre l'endo et l'ectostracum hyalin, susceptibles de permettre de comprendre ces divers comportements vis-à-vis du colorant ? A cette question, Charles JEUNIAUX, qui a consacré de nombreux travaux à l'étude de la chitine, a proposé (*in litteris*) l'interprétation suivante.

Il convient *tout d'abord de rappeler la* ***définition de quelques mots*** *couramment employés* en Acarologie, et souvent à tort. Comme le fait remarquer JEUNIAUX (1963, p. 63), beaucoup d'auteurs ont donné abusivement au terme « chitine » un sens descriptif désignant « toutes les formations cuticulaires squelettiques ou conjonctives plus ou moins anhistes, plus ou moins résistantes aux agents chimiques, à la putréfaction, au scalpel de l'anatomiste, ou au rasoir du microtome ». La cuticule d'un Acarien qui subsiste après l'action de l'acide lactique, n'est pas uniquement constituée par de la chitine, mais par des chaînes de chitine associées à des chaînes de protéines. Il serait donc préférable de parler de « ***structure chitino-protéique*** ». Nous nous sentons évidemment coupable de tels abus, et comme cette appellation peut paraître inhabituelle ou peu commode, on pourra tout de même conserver aux termes de ***chitine*** ou de ***pièces chitineuses***, le sens descriptif que l'usage leur a consacré en se gardant bien de leur attribuer une signification chimique précise. On a d'autre part souvent employé « chitiniser » dans le sens de « sclérifier », ce qui est absurde puisque « ***sclérifier*** » signifie durcir, que la chitine n'est pas une substance rigide, et que, de toute manière, ce n'est pas elle qui intervient dans le durcissement du tégument. La ***sclérification*** (précisément, le durcissement), peut avoir plusieurs modalités. La cuticule de certains Crustacés peut acquérir cette consistance en se calcifiant alors que chez un Acarien, cette modification sera due à la transformation d'une protéine en ***sclérotine***. Dans ce dernier cas, on pourra parler de ***sclérotisation***.

Certaines portions du tégument constituent des plages sclérifiées bien définies appelées ***scléri*****tes**. La scléritisation correspond donc à la différenciation des sclérites. Ceux-ci peuvent être clairs, à peine ambrés, ou bien au contraire le plus souvent, bruns et parfois même très foncés. Ils sont alors ***mélanisés***. Une zone mélanisée correspond le plus souvent à une structure rigide. *La mélanisation et la sclérotisation vont souvent de pair car elles dérivent de réactions chimiques qui font intervenir parallèlement un même composant.*

Sous l'action de phénoloxydases, la *tyrosine* subit une oxydation qui la transforme en *quinone*. Cette quinone peut intervenir d'une part dans la mélanisation, d'autre part dans le processus de sclérotisation.

— Par polymérisation la quinone se transforme en *polyquinones* qui ne sont autres que les *mélanines*, substances qui confèrent aux pièces chitineuses leur coloration.

— En unissant, entre elles, les chaînes de protéines que constitue l'*arthropodine*, la quinone la transforme en *sclérotine*, substance rigide, constituée par des chaînes protéiques unies par des *ponts quinoniques*. ***Une cuticule souple*** telle qu'une membrane articulaire ou l'endocuticule des Insectes et son homologue qu'est l'endostracum des Acariens *n'est pas mélanisée et pas sclérotisée. Elle est constituée surtout par des chaînes d'arthropodine associées à des chaînes de chitine et offrant des sites libres pour la fixation des colorants.*

Source : MNHN, Paris

Dans une cuticule dure, souvent mélanisée, la sclérotisation est très marquée. Les *chaînes* de chitine sont *associées* à des chaînes de protéines liées *entre elles par des ponts quinoniques. Les sites sont alors occupés*. La potasse à chaud, l'eau oxygénée, le Diaphanol, opérant une *dégradation* des quinones et des protéines « *démasque* » *la chitine libérant des sites propres à accepter le colorant.*

Il faut donc, avant tout, être en présence d'une structure chitino-protéique originellement claire et souple ou qu'on aura rendue telle par une oxydation contrôlée. Cette remarque nous a conduit à la mise au point d'une technique de coloration différentielle que nous exposons à l'occasion de l'étude des structures fines pour laquelle elle a été conçue (cf. p. 114). Il faut évidemment être prudent au cours du démasquage. Si l'action de l'eau oxygénée-acide lactique n'est pas surveillée, le mélange entre en ébullition et la pièce est rapidement détruite.

Le Diaphanol de Schulze (1922), qui est une solution de bioxyde de chlore dans l'acide acétique, est un oxydant énergique, qui, selon GABE (1968, p. 263) peut, en pratique histologique, détruire certaines structures et gonfler les pièces. Les *Caeculidae* étudiés, avant et après une décoloration ménagée, ne nous ont pas montré de modifications sensibles, propres à faire condamner le procédé. De toute façon on n'a guère le choix et si l'on veut étudier la structure des pièces opaques, il faut les éclaircir, et de telles modifications ne peuvent raisonnablement se faire sans quelques dommages. Quoiqu'il en soit, ils sont négligeables pour le matériel que nous avons étudié. Enfin l'un ou l'autre de ces procédés demeure préférable à l'emploi de la potasse parce que celle-ci ramollit les pièces qui perdent de la tenue au point de se déformer.

Voici comment procéder :

1° il faut tout d'abord vider l'animal de ses substances :

– Si le corps de l'Acarien doit être étudié en entier, il est vidé selon le procédé indiqué précédemment ;

– Si une partie seulement est intéressante, sectionner le corps de l'animal selon le plan qui en facilitera l'étude.

Ceci présente deux avantages supplémentaires :

• l'expulsion des substances qui emplissent le squelette chitineux est plus directe et l'action de l'acide lactique peut être menée d'une façon plus douce ;

• le contact de la pièce avec le colorant se fait sur toutes ses faces d'une manière plus régulière ;

2° laver ensuite la pièce dans un bain d'alcool éthylique à 70° ;

3° procéder alors à la décoloration :

– soit à l'eau oxygénée-acide lactique à chaud,

– soit en immergeant la pièce dans la solution commerciale de Diaphanol. La décoloration peut avoir lieu à la température du laboratoire, ou peut être accélérée en chauffant modérément ;

4° lavage à l'alcool à 70° ;

5° coloration dans une solution alcoolique diluée de Noir Chlorazol. On utilise une solution saturée de colorant dans de l'alcool éthylique à 70°. Une petite quantité de cette solution, qui est très stable, est diluée dans de l'alcool éthylique à 70°, de façon à obtenir une teinte violette pas trop soutenue afin de permettre aux pièces de prendre lentement le colorant, et d'être aisément repérable au moment de les retirer. Le temps de coloration peut être de quelques minutes à quelques heures. Il varie selon la nature des pièces, la concentration en colorant, et la température du bain. C'est une affaire d'habitude, mais il est toujours prudent d'en surveiller la progression. On peut éventuellement utiliser le Noir Chlorazol en solution aqueuse, mais il présente alors une instabilité qui peut être fort gênante, voire désastreuse ;

6° la pièce colorée, retirée du bain est enfin montée en lame creuse dans de l'acide lactique.

Les pièces qui peuvent être traitées selon cette méthode correspondent à des éléments d'assez bonne tenue et dont l'intérieur communique largement avec le bain dans lequel ils se trouvent : corps sectionné ou privé de pattes, appendices libres... *Lorsqu'on a affaire à un spécimen non disséqué, et dont les téguments sont minces* (prélarve par exemple) la manipulation exige quelques précautions de façon à *éviter l'effondrement de ses parois.* La pièce *vidée* à l'aide d'*acide lactique* faiblement *dilué* est *colorée* dans une solution d'*acide lactique dilué additionné* de quelques gouttes de *solution alcoolique de Noir Chlorazol*. Le montage se fait alors dans l'acide lactique dilué. Une série de bains isotoniques ou de solutions légèrement plus diluées permet de conserver la turgescence du spécimen.

L'utilisation de l'acide lactique au cours des principales phases de cette technique de préparation confère une certaine simplicité à la méthode. Il s'agit tout d'abord d'un très bon agent éclaircissant ; il intervient dans un mélange décolorant ; il peut servir de solvant au Noir Chlorazol et constitue enfin comme nous allons le voir, un excellent milieu de montage et d'observation.

Source : MNHN, Paris

B — MONTAGE ET OBSERVATION

Quand on parle de préparations microscopiques en Entomologie ou en Acarologie, il s'agit le plus souvent de *préparations définitives stables susceptibles d'être classées* et rangées verticalement dans les boîtes conçues pour cet usage. Ce sont des ***préparations permanentes***. Elles ont l'immense avantage d'être immédiatement utilisables et de pouvoir être rangées sous une forme *compacte aisément transportable*. Mais à la réflexion, elles sont *plus séduisantes qu'utiles*. La pièce se présente presque toujours figée définitivement dans le sens de sa plus grande longueur, et elle subit enfin le plus souvent un certain écrasement qui ajoute une grande confusion. L'étude d'un tel objet, que l'on voit toujours sous le même angle, n'apporte pas d'information nouvelle lors des observations ultérieures. La transparence du milieu de montage ayant le plus souvent tendance à s'altérer, la préparation devient au contraire de plus en plus inutilisable et inutile. C'est ce qui se passe pour la plupart des types qui sont déposés sous cette forme dans les musées. Fort heureusement, il est possible d'obtenir l'autorisation de démonter ces préparations, et je dois remercier ici les Conservateurs de nombreux Musées qui ont toujours fait preuve à cet égard, d'une très grande compréhension.

Nous avons toujours préféré la ***préparation temporaire en lame ouverte***. Nous avons eu toutefois recours aux préparations permanentes pour l'Enseignement, au cours de certaines démonstrations, et lorsque nous avons dû remonter les spécimens pour les restituer aux Musées.

• ***Les techniques de montage permanent*** des microarthropodes sont nombreuses et la plupart d'entr'elles sont bien connues. Il nous semble inutile de les énumérer. *Citons toutefois l'une d'elles que nous avons mise au point en associant deux techniques :*

— le montage dans la *glycérine-gélatinée* couramment employée en anatomie végétale et en zoologie ;

— l'infiltration à la glycérine utilisée par MYER, F. J. (1936) pour monter les Rotifères dans de la glycérine pure.

Cette méthode n'est pas rapide, mais très simple et s'adresse tout particulièrement aux animaux non disséqués. *Son principe* consiste à *obtenir le remplacement progressif de l'eau et de l'alcool de l'intérieur de l'objet par de l'alcool glycériné, puis de la glycérine, enfin de la glycérine gélatinée.*

Voici la succession des opérations :

1° la pièce préparée, éclaircie, éventuellement colorée, est mise à séjourner dans de l'alcool éthylique à 70° ;

2° puis placée dans un bain d'alcool glycériné à 50 %. La salière est abandonnée ouverte afin de permettre l'évaporation de l'alcool. On peut accélérer ce processus en plaçant le récipient sur une platine chauffante réglée à une température douce. Il s'effectue alors de lents échanges osmotiques entre le bain, dont la teneur relative en alcool décroît, et l'intérieur du corps. Lorsque le volume du liquide a diminué de moitié, l'alcool de l'animal est épuisé et il se trouve gorgé de glycérine pratiquement pure ;

3° on le fait alors séjourner dans de la glycérine gélatinée en fusion ;

4° on le monte enfin dans de la glycérine gélatinée et on lute la préparation au vernis à ongle.

• ***Le montage temporaire ouvert dans de l'acide lactique sur une lame à concavité*** constitue la *meilleure technique de préparation pour les études de morphologie microscopique*. Cette méthode est due à CRANDJEAN, qui l'a décrite en détail en 1949 *c* (p. 365-367, fig. 3, 4 et 5), SENGBUSCH (1963) et TRAVE (1963, p. 36, fig. 2, A, B, C) ont souligné son intérêt en la résumant brièvement.

Cependant, malgré ses indéniables avantages, cette méthode demeure encore ignorée par la plupart des Acarologistes, et plus généralement des spécialistes de microarthropodes. Il n'est donc pas superflu de la présenter à nouveau (fig. 2).

Source : MNHN, Paris

Le milieu de montage n'est autre que l'*acide lactique* dont le choix est justifié par ses *multiples qualités* :

— indice de réfraction assez bas, permettant d'effectuer des observations dans d'excellentes conditions optiques,

— volatilité très faible qui autorise la conservation d'une préparation éventuellement pendant plusieurs mois,

— bon milieu de conservation altérant très rarement les structures chitino-protéiques,

— liquide missible à l'eau en toutes proportions permettant de réaliser des solutions plus ou moins diluées, donc plus ou moins actives, et de passer directement sans inconvénients d'un bain aqueux ou alcoolique au montage.

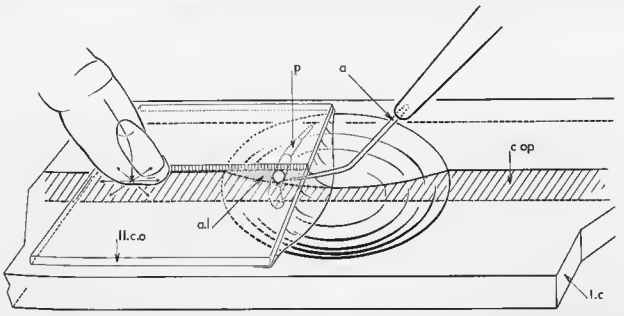


FIG. 2. — Technique de montage et d'orientation d'une pièce en acide lactique dans une lame à concavité ouverte. La coupe optique (*c. op.*) correspond à la figure originale de GRANDJEAN (1949, fig. 3), que nous avons complétée par une représentation du volume : *a.*, aiguille montée ; *a. l.*, acide lactique ; *c. op.*, coupe optique ; *l. c.*, lame à concavité ; *ll. c. o.*, lamelle couvre objet ; *p.*, objet (patte).

La lame porte-objet est une *lame à concavité, choisie en fonction de la taille de l'objet* à examiner. Il convient de disposer d'une série dont la profondeur des dépressions est comprise par exemple entre 0,2 et 1,5 mm.

La lamelle *couvre-objet* est placée de manière à *chevaucher*, au plus, la *moitié de la concavité*. Dans la cavité ainsi recouverte on fait pénétrer, par capillarité une quantité d'acide lactique juste suffisante pour la remplir. Le volume du liquide est délimité latéralement par un *ménisque qui constitue une face* à travers laquelle on a *libre accès*. L'objet est introduit au point le plus profond puis glissé sous la lamelle et guidé à l'aide d'une aiguille coudée vers le bord de la concavité. En remontant la pente de la dépression il existe un niveau où la profondeur du liquide étant sensiblement égale à l'épaisseur de la pièce, cette dernière se trouve légèrement coincée.

On peut orienter l'objet sous la loupe en le faisant pivoter *à l'aide de l'aiguille montée*. C'est enfin à un plus fort grossissement, sous le microscope, que l'on parfait l'orientation de la pièce en agissant de l'index sur la lamelle.

En prenant la précaution de pousser l'objet sous la lamelle, assez loin du bord, il est possible d'effectuer, sans ennui, des observations avec des objectifs à immersion.

Le montage temporaire en lame ouverte répond aux exigences que réclament les véritables études

Source : MNHN, Paris

de morphologie. Cette science des formes qu'est l'étude raisonnée des volumes, des éléments et de leurs relations spatiales ne peut se concevoir qu'*en trois dimensions* et ne saurait s'accommoder de techniques de montage qui aplatissent les objets et les projettent confusément sur un plan.

L'usage de la lame à concavité évite l'écrasement des pièces. Il permet à l'observateur de bien saisir leur volume, car il peut les examiner sous tous leurs angles en les faisant tourner et pivoter sous le microscope sans les quitter des yeux.

Il peut également *donner aux objets une orientation bien précise*, définie par rapport à des plans de référence dont il sera question dans le prochain chapitre. On peut ainsi figurer une pièce selon ses principales orientations, ou réaliser des vues synthétiques selon une incidence oblique. Dans les études de chétotaxie, *la rigueur de l'orientation est une nécessité*, et la lame ouverte est, à notre connaissance, la *seule technique* susceptible de permettre de la *réaliser facilement*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

CONVENTIONS DE DESSIN

INTRODUCTION

Le dessin a conservé sa place dans les études de morphologie comparée des microarthropodes, et il en est qui seraient peut-être tentés de voir dans ce fait un signe qui caractérise indubitablement des préoccupations scientifiques archaïques.

On peut évidemment s'étonner qu'*au milieu de la fantastique explosion de techniques* à laquelle nous assistons, certains continuent imperturbablement à manier la plume alors que dans leur entourage on taquine des macromolécules.

Les techniques d'observation ont fait des progrès sensibles, et au cours de ces dernières années, le microscope électronique à balayage a révélé une nouvelle échelle dans le domaine des structures de surface.

Entre l'analyse des faits ou des éléments, et l'exposé des phénomènes ou des structures, se situent des démarches sélectives et des efforts de synthèse qu'aucune technique photographique n'est susceptible de réaliser alors qu'un dessin bien conçu met leurs résultats clairement en valeur.

La photographie offre souvent de précieux documents qui peuvent être considérés comme *de véritables témoignages* dont ils ont d'ailleurs à la fois les qualités et les inconvénients ; ce sont des données fidèles, dénuées de toute interprétation.

Le dessin scientifique appartient à un domaine bien particulier au sein des procédés d'illustration. Dans son exécution il doit faire appel à un certain symbolisme dont les éléments gagnent à être suggestifs. *Sa conception doit procéder de l'intégration d'une somme de données exposées globalement d'une manière didactique*. Envisagée sous cet angle, l'illustration d'une étude de morphologie n'est pas un simple dessin d'imitation, mais une synthèse démonstrative.

Afin de faciliter la compréhension des figures qui illustrent ce mémoire, nous nous proposons de passer en revue les conventions et principes qui ont présidé à leur élaboration.

I – ORIENTATION – PLANS DE RÉFÉRENCE (fig. 3)

La ***morphologie comparée*** est en grande partie fondée sur la *confrontation de structures homologues que les phénomènes évolutifs ont rendues dissemblables*. De telles *comparaisons* ne peuvent *être établies* avec précision que si leur *situation topographique* et leur *orientation par rapport à l'observateur* se trouvent *rapportées de la même manière à des plans et à des axes de référence homologues*.

Source : MNHN, Paris

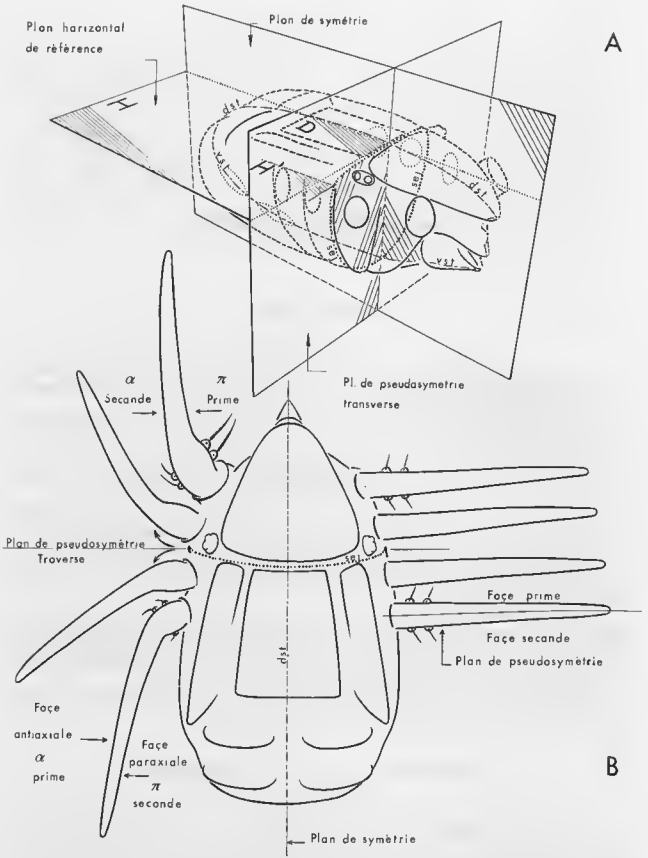


FIG. 3. — A : Schéma du corps d'un *Caeculidae*, en vue de trois quarts, pattes arrachées, montrant les différents plans de référence; B, représentation schématique d'un *Caeculidae*, en vue dorsale, destinée à montrer, d'une part, les traces des différents plans de référence sur le corps et sur les pattes, et d'autre part, à droite, la disposition primitive permettant de comprendre la loi d'homologie parallèle, et à gauche, l'état actuel introduisant des rapports nouveaux qui nécessite l'introduction de paraxial et antiaxial.

Source : MNHN, Paris

Le ***plan de symétrie*** constitue le principal d'entr'eux chez ces animaux à symétrie bilatérale que sont les Acariens. Il passe par la bouche et la fente anale et partage le corps en deux moitiés symétriques. Il détermine sur le dos et sur le ventre des traces que l'on qualifie de ***ligne sagittale dorsale*** (*d. s. t.*) et ***ventrale*** (*v. s. t.*). Une vue latérale correspond à un examen effectué selon une orientation perpendiculaire au plan de symétrie, les organes d'une même paire se projetant l'un sur l'autre. Cette précision peut paraître banale et inutile. Elle constitue en fait un point capital lorsqu'on envisage l'étude analytique et comparative de la chétotaxie par exemple. Nous rappellerons à ce propos que le montage en lame à concavité ouverte est à notre connaissance la meilleure méthode pour obtenir une parfaite orientation des pièces.

L'examen du corps d'un Acarien en *vue dorsale* ou *ventrale* devra être effectué selon le plan de symétrie en prenant soin de donner à l'animal une position précise par rapport à l'horizontale. Chez les *Caeculidae* le sclérite centrodorsal *D*, qui se tient parallèlement au substrat chez l'animal vivant, matérialise le ***plan horizontal de référence***. Une modification de site a une incidence sur l'aspect des régions antérieures et postérieures, dont la surface s'incline plus ou moins rapidement sur l'horizontale. Ce sclérite est généralement parallèle au plan H' d'alignement des ouvertures coxales des trois paires de pattes postérieures (II, III, IV).

On peut imaginer avec CRANDJEAN (p. 15-16) que l'***Acarien actinochitineux primitif*** possédait des pattes semblables parallèles les unes aux autres et perpendiculaires au sens de la marche comme *Anystis* semble encore le montrer. Cette ***loi d'homologie parallèle*** est fondée sur de nombreuses constatations. C'est une *loi générale et primitive très importante dont il faut tenir compte pour les notations* (fig. 4, B). Au cours de l'évolution, les P I se sont dirigées vers l'avant et l'on sait que chez les *Caeculidae* (COINEAU, 1964, p. 61), elles constituent un appareil de capture et servent à explorer le substrat. Les P II se sont déplacées vers l'avant pour libérer partiellement les pattes I de leur charge. Par ailleurs, les P III et P IV se sont rabattues vers l'arrière pour assurer la sustentation et la propulsion du corps. Les ouvertures coxales les ont suivies dans leur mouvement et l'on voit alors les structures du podosoma diverger de chaque côté de ce plan de pseudo-symétrie transverse. *Il ne s'agit* évidemment *pas d'une véritable symétrie, mais d'une opposition de structure de part et d'autre du* ***sillon séjugal*** *s e j.*

L'étude des appendices nécessite également la définition de plans de référence. GRANDJEAN a nommé ***plan de pseudosymétrie*** d'un appendice, le plan qui le partage longitudinalement en deux moitiés sensiblement symétriques. Il s'agit là d'une symétrie schématique de structure qui ne concerne que la région ventrale du podosoma et ses appendices.

Si l'on écarte une patte de manière à la placer perpendiculairement au sens de la marche, on distingue une face antérieure ou *face prime*, et une face postérieure ou *face seconde*.

De tous les plans définis ci-dessus, le *plan de symétrie* est le plus important. Afin de pouvoir préciser les situations relatives de divers organes par rapport à ce plan, CRANDJEAN a introduit deux termes :

— *paraxial* (abréviation π) qui signifie rapproché du plan de symétrie ;
— *antiaxial* (abréviation α) qui veut dire, au contraire, éloigné du plan de symétrie.

Ces adjectifs peuvent rendre compte de positions relatives ou permettre de qualifier les faces d'un organe ou d'un appendice. C'est ainsi que dans le groupe P I-P II, les faces primes sont paraxiales alors qu'elles sont antiaxiales dans le groupe P III-P IV.

Prime et *seconde* soulignent des *homologies structurales* fondamentales alors qu'on doit rapporter aux situations *antiaxiales et paraxiales des analogies évolutives* liées à l'introduction de nouveaux rapports entre les faces des pattes et le corps.

Les plans de références que nous venons de définir ne sont pas les seuls à considérer, mais il faudra toujours préciser les autres orientations par rapport à eux.

Source : MNHN, Paris

II – SÉMIOLOGIE GRAPHIQUE

Les repères topographiques étant bien définis, il faut envisager de représenter sur un plan, et en noir et blanc, une succession complexe de volumes tout en soulignant les homologies, en individualisant les structures et les organes, en traduisant éventuellement les qualités de la matière.

A – SUCCESSION DANS L'ESPACE

– Toutes les structures vues directement sont figurées en traits continus.

– Celles qui sont vues par transparence sont en pointillés.

– Lorsque deux plans successifs sont observés directement, le plus lointain est isolé du plus proche par une auréole claire qui indique qu'il n'y a pas continuité de structure directe à ce niveau. Ce procédé n'est pas sans rappeler d'ailleurs les paysages de certaines estampes japonaises.

– Parfois deux organes symétriques (les poils d'une même paire...) se profilent au-dessus de leur support (article de patte, corps...) en se projetant l'un sur l'autre ; pour éviter de surcharger la figure de traits enchevêtrés, nous ne dessinerons, par exemple, que l'extrémité distale du poil légèrement déralée par rapport à l'autre comme s'il avait fléchi. Parfois l'abondance de détails peut être telle qu'il n'est pas souhaitable de la figurer. On fera apparaître dans la notation qu'il s'agit d'*une paire* en mettant le *sigle* qui la désigne *entre parenthèses*.

– Pour les poils qui sont entièrement cachés, nous précisons en pointillé leur point d'implantation par un cercle qui correspond approximativement au trou ectostracal ou par une couronne qui précise en plus l'épaisseur de la verrue basale. Nous indiquons enfin leur longueur et leur grosseur sans avoir toutefois à les figurer complètement.

B – MATIERE

– *On traduira les qualités mécaniques du tégument par des traits d'épaisseur différente.* Une membrane articulaire est délimitée par un trait mince, alors qu'une zone sclérotisée est soulignée par un trait épais. Comme nous l'avons vu, les zones sclérotisées sont souvent mélanisées et correspondent généralement à des éléments bien définis qui constituent des sclérites. Si, afin d'alléger la figure, on choisit de ne pas traduire la scléritisation par un grisé, il faut exagérer l'épaisseur des traits qui limitent cette structure. Nous avons dû le faire assez souvent pour les sclérites de la face dorsale du corps.

– Les traits épais figurent les contours des structures massives tels que ceux du corps ou des articles des pattes. Les détails ou les organes qu'ils portent sont représentés par des traits plus minces.

– Le *rétotégument* qui se présente sous la forme d'une couche superficielle granuleuse et irrégulière, est parfois représenté à titre indicatif sur une faible surface. Cependant, cette couche qui masque les structures chitineuses est toujours omise sauf indication contraire.

– *L'ornementation tégumentaire* peut faire l'objet d'un *dessin de détail sur une faible portion* seulement.

Source : MNHN, Paris

C – CONTINUITÉ ET HOMOLOGIE DES STRUCTURES

L'usage de ***coupes optiques*** donnant une idée de l'épaisseur des téguments ou des modifications de leur forme permet de mieux faire comprendre l'architecture des pièces.

Elles font le plus souvent intervenir l'ectosquelette dont la limite externe est représentée par un trait épais, fragmenté en tirets courts dans les zones masquées, et dont la surface interne correspond à un trait nettement plus mince qui se résout en longs tirets lorsqu'il n'est pas vu directement. Des hachures obliques couvrent l'espace qui sépare ces limites pour matérialiser la masse du tégument. Lorsque plusieurs « *épaisseurs* » appartenant à une *même structure* sont situées *sur un même plan de coupe*, les *hachures* sont de *même nature* et ont la *même orientation*. L'espace n'est parfois que partiellement recouvert. Si sur le même élément on passe à un autre plan de coupe, les hachures sont de même nature, mais elles offrent une autre orientation.

L'unité de chacun des éléments structuraux est donc suggérée par l'uniformité de leur graphisme. À la diversité des éléments d'un ensemble correspond le contraste des symboles qui permet au lecteur une analyse immédiate, synoptique.

Certains organes peuvent faire l'objet d'une représentation schématique particulière :

– Les *solénidions* sont des phanères creux non actinochitineux dont les parois de la cavité axiale sont souvent parcourues chez les Oribates, par des rides circulaires transverses. Nous les représentons parfois recouverts de stries transversales afin de les singulariser au milieu de la chétotaxie, bien qu'ils n'offrent pas cette ornementation chez nos Acariens.

– Les *eupathidies* sont des poils actinochitineux canaliculés chez lesquels nous figurons schématiquement le canal axial par des pointillés pour préciser leur nature.

D – NOTATIONS ET ABRÉVIATIONS

Afin de *donner le maximum d'information directement sur les figures*, nous utilisons, à la manière de GRANDJEAN, un code dont la nature est double. Il comprend tout d'abord des ***abréviations*** constituées généralement par les initiales des mots qui désignent l'organe ou la structure considérée. Nous en donnons ci-dessous la liste alphabétique. Dans la mesure où il est possible d'établir des homologies nous employons les abréviations en usage dans les autres groupes d'Acariens (Oribates et Endéostigmates principalement). Certains organes sont enfin désignés par des *signes symboliques*. Par ailleurs, ces abréviations sont complétées par un ***système de notation*** sur lequel nous reviendrons à propos de la chétotaxie des pattes. Cette notation peut rendre compte :

– d'une part, de la *situation de l'organe dans un ensemble*. Pour les poils, ce type de notation concerne la *chétotaxie* ;

– d'autre part, de la *date d'apparition* de l'organe *et des modifications* qu'il a subies *au cours de l'ontogenèse*, ceci constituant la *notation ontogénétique*.

Toutes ces indications sont placées à proximité des objets qu'elles désignent. L'alignement des lettres peut épouser la forme de l'organe considéré ou se situer nettement dans son prolongement. Lorsque nous craignons une confusion nous utilisons un trait de rappel.

Source : MNHN, Paris

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A, sclérite de l'aspidosoma ;
acx, ligne d'attache des chélicères sur leur gaine ;
ag, se rapportant à la région aggénitale ;
ap. b, *ap. b'*, apodèmes de la région buccale prélarvaire ;
apc, anse podocéphalique ;
ap. if, apodème infra-oral (prélarve) ;
ap. im., apodème intermandibulaire (prélarve) ;
apo 1, *apo 2*, *apo 3*, différents apodèmes (du podosoma) ;
apo. c., apodème capitulaire ;
apo. ic., apodème infracapitulaire ;
ap. sm., *ap. sm'*, apodèmes sous-mandibulaire ;
b, bouche ;
bas, corps basilaire d'un apotèle ;
bcx, ligne d'attache des gaines chélicériennes sur la région ant. du corps ;
bi, bord inférieur de l'ouverture de la chélorhize ;
b. ls, sillon basal de la lèvre supérieure ;
bo, trichobothrie ;
bta, bourrelet transversal antérieur ;
bt, trichobothrie tarsale ;
brp, bord libre de la cloison rostrale ;
b, bord paraxial de l'ouverture de la chélorhize ;
c. po., cavité préorale ;
cd, coude podocéphalique ;
CE, cervix ;
cerot, cérotégument ;
CH, chélicères ;
ch, poil du corps de la chélicère ;
chr, chélorhize ;
Cl, organe de Claparède ;
cla, carène longitudinale de l'aspidosoma ;
cll, carène longitudinale latérale ;
cot, cavité cotyloïde ;
cpc, canal podocéphalique ;
cso, cornée supérieure du naso ;
ctm, carène transversale moyenne ;
ctp, carène transversale postérieure ;
D, sclérite centrodorsal de l'opisthosoma ;
dg, ductus glandulaire ;
dg 1π, *dg 1α*, *dg 2*, *dg 3'*, *dg 3''*, ducti glandulaires afférents du canal podocéphalique ;
dla, dépression longitudinale de l'aspidosoma ;
dtm, dépression transversale moyenne ;
dtp, dépression transversale postérieure ;
e, épine supracoxale du palpe ;

Source : MNHN, Paris

eI, épine supracoxale I ;
FM, fossé chélicérien ;
fr, aire fenestrée ;
f. ib., fissure infrabuccale ;
g, gosier ;
GC, gaine chélicérienne ;
gl. c, ductus de la glande coxale III ;
H, mentum ;
h 1, *h 2*, poils du mentum ;
hy, processus hyalin (chélicère) ;
ia, *im*, *ip*, *ih*, lyrifissures du corps ;
i. com. i., induration commissurale inférieure ;
id, indentation dorsale de la ligne *acx* ;
idc. s, induration commissurale supérieure ;
Ji, commissure inférieure ;
Js, *Js'*, commissures supérieures ;
k' k'', condyles ;
k. ph, condylophore ;
L, sclérite latéro-dorsal de l'opisthosoma ;
la, laciniures ;
l. a. op, limite antérieure de l'opisthosoma ;
lb, limite basale de la cornée de l'œil infère du naso ;
lf, sillon latéro-frontal ;
LL, lèvres latérales ;
Ls, lèvre supérieure ;
LV, sclérite latéro-ventral ;
lv. ls, levier de la lèvre supérieure ;
ly, lyrifissure ;
M, sclérite dorsal moyen de l'opisthosoma ;
m, attache musculaire ;
ma, *mb*, *mc*, *md*, *mds*, *me*, *mes*, empreintes musculaires dorsales = sigilles ;
m. sj, attaches musculaires séjugales ;
m. st. a, attaches musculaires antérieures,
m. st. p., attaches musculaires sternales postérieures ;
N I, *N II*, *N III*, les trois nymphes ;
na, naso ;
n. st, néostigmate ;
oc, *oc'*, œil infère du naso ;
œs, œsophage ;
ol', *ol''*, ongles latéraux de la griffe ;
or 1, *or 2*, poils adoraux ;
P, sclérite dorsal moyen de l'opisthosoma ;
P I, *P II*, *P III*, *P IV*, les quatre paires de pattes ;
p, pores ;
PA, palpe ;
Per, péritrèmes ;
pf, protubérance frontale ;
ph, pharynx ;
plv, prélarve ;
Po, poil du naso ;
Pos, poil du naso lorsqu'il est impair ;
ppl, pli pleural longitudinal ;
PS, sclérite pseudanal ;

Source : MNHN, Paris

Pts, puits tégumentaire de l'œil infère du naso ;
Sc. or, sclérite oral ;
Sc. po. a., sclérite préoral antérieur ;
Sc. po. m., sclérite préoral moyen ;
SE, selle du capitulum ;
s. im, sillon intermandibulaire ;
sm, sillon médian séparant les deux yeux primitifs infères du naso ;
*st*α, stigmate principal (antiaxial) ;
*st*π, « stigmate » paraxial ;
t, tendon ;
ti, tendon inférieur d'un apotèle ;
TG, tegulum ;
t. ls, tendon de la lèvre supérieure ;
t. per, tendons des péritrèmes ;
ts, tendon supérieur d'un apotèle ;
tv, tendon ventral de l'opisthosoma ;
*t*α, tendons antiaxiaux de l'apodème capitulaire ;
*t*π, tendons paraxiaux de l'apodème capitulaire ;
*tr*α, tronc trachéen principal (antiaxial) ;
*tr*π, tronc trachéen paraxial ;
ves, vésicule des bothridies de l'aspidosoma ;

α, antiaxial (plus éloigné du plan de symétrie) ;
δ, ligne de déhiscence ;
ω, solénidion du tarse ;
φ, solénidion du tibia ;
φ*d*, profil dorsal du pharynx ;
φ*l*, bords latéraux du pharynx ;
φ*v*, profil ventral du pharynx ;
π, paraxial (plus rapproché du plan de symétrie).

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE DU SQUELETTE CHITINEUX DES *CAECULIDAE*

3 564 022 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

SEGMENTATION — ÉVOLUTION

I – ÉVOLUTION DE LA TERMINOLOGIE EN SOMA

INTRODUCTION

Le corps des Acariens est généralement compact et les entités structurales souvent particulières qui se dessinent dans les différents groupes constituent un puzzle où les formations secondaires miment dangereusement les structures primitives. Des phénomènes évolutifs complexes ont bouleversé et estompé les traces de la segmentation ancestrale, et il est vraiment difficile d'imaginer à travers le corps ramassé d'un Acarien, la figure de la segmentation annélidienne de l'Arthropode primitif. Il serait évidemment souhaitable d'établir une ***nomenclature fondamentale***, celle de l'Archétype des Acariens, qui serait applicable à leur ensemble. Ce portrait-robot de l'ancêtre hypothétique des Acariens ne peut être que le fait d'approches successives, et l'indigence de nos connaissances actuelles doit nous inciter à la prudence.

On peut également aborder ce problème dans un tout autre esprit, en nommant les entités topographiques de façon à constituer, dans le cadre d'un groupe bien défini, un vocabulaire commode pour les descriptions sans se soucier de leur origine et sans envisager de comparaisons avec d'autres ensembles. Cette ***nomenclature descriptive*** relève d'une conception statique qui n'a pas sa place au sein d'une zoologie moderne.

Ces deux attitudes sont évidemment excessives et si l'on doit rejeter la seconde, la première ne saurait être atteinte que par étapes. *Il convient donc d'adopter une nomenclature temporaire qui s'accommode des rigueurs de la théorie, tout en restant pratique.* On est alors obligé d'avoir recours à une cote mal taillée où les suppositions côtoient les certitudes. Il faut la considérer comme une hypothèse de travail que des observations ultérieures permettront d'aménager progressivement. La marche, n'est-elle point une succession de déséquilibre ?

Avant d'aborder l'étude détaillée de la morphologie des *Caeculidae*, nous nous proposons d'adapter à ces Acariens une nomenclature toute récente que l'on doit aux travaux de GRANDJEAN et de Van der HAMMEN. *Les schémas que nous proposons sur la figure 7 permettront au lecteur de voir la morphologie des* Caeculidae *d'une façon plus dynamique à travers le prisme de l'Évolution.*

A – HISTORIQUE

C'est à LANKESTER (1885) que l'on doit d'avoir distingué dans le corps des Arachnides des régions primitives ou *tagmata* qu'il a désignées selon une ***terminologie en soma*** : *prosoma*, *mesoma*, *metasoma*. Les deux derniers constituaient selon lui l'*abdomen* que BORNER (1904) nomma *opisthosoma*.

Source : MNHN, Paris

Les termes de *prosoma* et *opisthosoma* rendaient compte d'une division qui était alors regardée comme primitive chez *tous* les Arachnides.

Puis REUTER (1909) *subdivisa* en outre *le corps* des Acariens en s'appuyant sur *trois sillons qu'il considérait comme fondamentaux* :

— Le sillon *circum-capitulaire* isolant vers l'avant la région de la bouche, des chélicères et du palpe, qu'il nomma *guathosoma.*

— Le sillon *séjugal*, séparant les segments des P II et P III et partageant le corps en *protérosoma* et *hystérosoma.*

— Le sillon *postpédieux* situé en arrière des P VI. et qui constitue un sillon ceinture isolant l'arrière du corps qu'est l'*opisthosoma.*

Puis, en collaboration avec OUDEMANS (1911), il complèta cette terminologie en individualisant entre le sillon circum-capitulaire et le sillon postpédieux la région des 4 segments porteurs de pattes, sous le nom de *podosoma.* Ce dernier se trouve divisé par le sillon séjugal en *propodosoma* et *métapodosoma.*

C'est ainsi que naquit la terminologie en *soma* qui fut adoptée et employée depuis, totalement ou en partie, par la plupart des acarologues. Elle était utilisable du point de vue descriptif, mais elle présentait de sérieux inconvénients lorsqu'on envisageait de lui reconnaître la valeur théorique que lui avaient attribuée ses auteurs et qu'ils avaient soulignée en veillant à la cohérence de son contenu sémantique.

GRANDJEAN (1937) *attira l'attention sur certaines contradictions de ce système* :

— ***les segments prémandibulaires*** dont REUTER admet par ailleurs l'existence n'***apparaissent pas*** dans son tableau ;

— ***le statut de la région tergale des segments chélicériens et palpiens est ambigü.*** Théoriquement il reconnaît au *gnathosoma* une part dans la région dorsale, mais faute de pouvoir lui assigner clairement des limites, il envisage de *réserver en fait à ce terme un usage pratique* en considérant que la striction qui le sépare du *propeltidium* (région dorsale du protérosoma) est d'origine secondaire. Le gnathosoma correspond alors au *capitulum* des anciens auteurs. Il représente donc tantôt un groupe de somites coalescents dans leur région dorsale (sens théorique), tantôt seulement leur région ventrale (sens pratique) (fig. 6, *s. cir. cap.*) ;

— ***la limite antérodorsale de l'opisthosoma est également sujette à caution.*** Il faut lui attribuer le sillon intersegmentaire qui se situe dans le prolongement du sillon postpédieux que l'on reconnaît bien ventralement le long du bord postérieur des épimères IV. C'est parfois impossible et lorsque l'on y parvient, un doute subsiste.

Van der HAMMEN (1963) *s'inquiéta* de l'importance que VITZTHUM (1931) puis ZAKHVATKIN (1952) attribuèrent à la *subdivision du corps* en *protérosoma* et *hystérosoma*, dans laquelle *ces auteurs voulaient voir un caractère primitif propre aux Acariens.* Partant de considérations théoriques, Van der HAMMEN s'employa à démontrer d'une manière fort louable, que la division prosopisthosomatique était primitive comme chez tous les Arachnides bien qu'elle soit moins accusée et moins spectaculaire, chez les Acariens, que la division protérohystérosomatique. Les arguments que lui apporta par la suite (1966) son étude sur les *Opilioacarida* abondèrent en ce sens.

Tout récemment enfin, CRANDJEAN (1970), *vient de proposer une terminologie fort séduisante* qui tient compte des remarques précédentes et des corrections apportées par Van der HAMMEN. C'est cette nouvelle terminologie *en soma que nous adoptons pour les* Caeculidae. Les dernières modifications que l'on doit à GRANDJEAN et à Van der HAMMEN, sont le fruit de discussions que le lecteur pourra suivre en détail dans les publications de ces auteurs. Nous tenterons toutefois de les présenter ici brièvement, mais il s'agit d'une tache délicate, et pour communiquer une bonne compréhension de leur argumentation, il est indispensable de rappeler les faits et les principes qui en constituent le fondement. La plupart ont été dégagés par GRANDJEAN au cours de ses études sur les *Actinotrichida* (*Oribates* et *Endeostigmates* principalement) et on ne peut que regretter qu'ils soient encore si souvent ignorés.

Source : MNHN, Paris

B – RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS FONDAMENTALES EN ACAROLOGIE ÉVOLUTIVE

1) RELATIONS CHRONOLOGIQUES ENTRE ONTOGENÈSE ET PHYLOGENÈSE

Principales références

– GRANDJEAN, 1951 b ; 1957 c, a fait d'importantes mises au point dans lesquelles il reprend le contenu de ses travaux antérieurs (1947 d ; 1947 e ; 1951 a).

– Van der HAMMEN (1964) en a fait un bref exposé synthétique au premier Congrès International d'Acarologie.

Les principales théories de l'évolution découlent d'observations relatives aux Vertébrés dont le développement consiste en une succession de transformations progressives et continues autour d'une armature qu'est le squelette interne. Chez les Arthropodes, la présence de l'armure rigide, que constitue le squelette externe, oblige la croissance à se manifester brutalement par crises sous la forme de ce phénomène cyclique qu'est la mue, avec tous les processus physiologiques particuliers que cela implique.

Les grandes lois de l'Évolution ont vraisemblablement un caractère général, mais il n'est pas permis pour autant d'extrapoler aussi simplement et il convient de regarder avec des yeux neufs les modalités de l'évolution des Arthropodes. On se heurte à certaines difficultés parmi lesquelles la rareté des fossiles n'est pas la moindre. Par contre, *la fragmentation de l'ontogenèse* peut permettre d'observer *vue par vue, le film du développement*, et ceci prend une importance capitale lorsqu'il est possible d'*établir des homologies entre les différents états de développement des animaux d'un même groupe.* Les comparaisons que cela autorise permettent, comme nous le verrons de *palier à l'absence de données paléontologiques.*

Le développement postembryonnaire des Acariens se fait par paliers que séparent des mues accompagnées de remaniements plus ou moins importants. Il se trouve que chez les *Actinotrichida*, ces divisions *correspondent à des étapes fondamentales de l'ontogenèse que* GRANDJEAN a nommées *stases*[1]. Elles sont au nombre de six : *prélarve Plv* ; *larve La* ; *protonymphe N1* ; *deutonymphe N2* ; *tritonymphe N3* ; *adulte Ad*. Elles correspondent à des *niveaux* que l'animal atteint, les uns après les autres au cours de son ontogenèse. Ces stases se présentent *souvent sous la forme d'un animal actif*, normalement constitué, comme c'est le cas chez les *Caeculidae*, pour la larve, les trois nymphes et l'adulte. *D'autres fois*, au contraire, on se trouve en présence d'un organisme, *profondément mutilé par de curieux phénomènes régressifs*, que CRANDJEAN a nommé ***calyptostase***[1]. C'est le cas de la prélarve des *Actinotrichida*, donc entr'autres, de celle des *Caeculidae*. Comme cette prélarve est située au début du développement postembryonnaire, *on pourrait être tenté de voir des formations embryounaires dans les moignons* que sont les appendices régressés. *En fait, il s'agit d'états régressifs* et cette ***inhibition calyptostatique*** se manifeste brutalement à d'autres stases bien définies dans certains groupes d'Acariens. Chez *Balaustium* (Erythréide), les stases normales, *La*, *N2*, *Ad*, alternent avec des calypsostases *Plv*, *N1*, *N3*. Chez *Tyroglyphus* (*Acaridae*) c'est au contraire la *N2* qui est touchée par la régression calyptostatique. Chez ces animaux, on passe donc au cours de l'ontogenèse d'états régressifs, c'est-à-dire évolués, à des formes plus primitives pour effectuer ensuite un changement inverse. Lorsque l'animal a franchi sa stase calyptostatique, il se présente à nouveau sous une forme très proche de celle de la stase active précédente, comme à la sortie d'un cauchemar au cours duquel il menait une autre vie. *C'est cette disparité anarchique des états évolutifs des différentes stases qui a suggéré à GRANDJEAN, l'idée plus générale de l'indépendance des phylogenèses aux différents niveaux.* Les stases correspondent à des

1. Pour plus de précisions se reporter à la troisième partie.

Source : MNHN, Paris

états statifs du développement au cours desquels l'animal poursuit *une évolution* qui est *propre au niveau considéré*. Une chenille suit des modifications évolutives dirigées dans le sens chenille mais non en vue du papillon. *À chacun de ses âges correspond une phylogenèse* un peu comme si les stases se comportaient comme des espèces différentes évoluant à la même époque (ce qui est évidemment faux). L'évolution de ces différents états se déroule au cours du temps T que mesurent nos horloges, et ce phénomène a lieu depuis des millénaires devant lesquels la durée de la vie d'un spécimen correspond à un instant, à un point sur l'axe de ce *temps phylogénétique*. C'est au cours de cet instant qui peut être

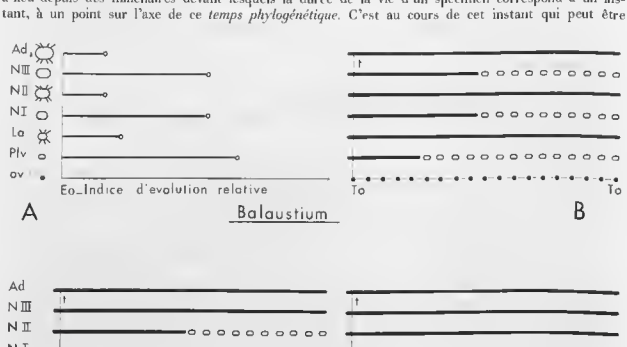


Fig. 4. — A : Diagramme rendant schématiquement compte de la disparité des statuts évolutifs aux différents niveaux du développement ontogénétique de *Balaustium*; B, C, D (d'après Grandjean, 1937 *e*, fig. 2). Diagrammes dans trois types d'évolution chez les Acariens. Les 6 niveaux sont ceux de la prélarve (*plr*), de la larve (*la*), des trois nymphes (*N I* ou protonymphe, *N II* ou deutonymphe, *N III* ou tritonymphe) et de l'adulte (Ad); ov est le niveau de l'œuf. Aux époques conventionnellement marquées par un trait noir continu (occupant tout un niveau ou seulement une partie de celui-ci) l'animal est à une stase normale; les silhouettes séparées qui font suite aux traits noirs représentent conventionnellement des calyptostases ou des élattostases; l'œuf est figuré par des points.

l'époque contemporaine que l'*Acarien va nous révéler par son ontogenèse, l'aboutissement actuel des phylogenèses qui ont affecté chacune des stases*. Celles-ci sont autant d'états à travers lesquels il doit passer pour devenir adulte. Ces formes apparaissent selon une succession bien définie. On peut d'ailleurs les porter sur l'axe des ordonnées en figurant une échelle dont l'intervalle des barreaux pourra être à priori égal et quelconque puisque nous voulons seulement rendre compte de l'ordre des étapes. Sur le ***diagramme*** ainsi conçu (fig. 5, A), le bas de l'échelle correspond au début de la vie d'un individu, et le dernier niveau à l'état qui précède sa mort. Si un animal possède de nombreux *états repères* au cours de son ontogenèse, l'***échelle ontogénétique*** est fragmentée en autant de niveaux et, à la limite, on passe au développement continu. Cette succession d'états dans un ordre défini, la suite des âges en quelque sorte, constitue ce que Grandjean, a nommé le ***temps ontogénétique*** t.

Du point de vue du biologiste, un moment M 1 de la durée pourra être défini par une valeur t 1,

Source : MNHN, Paris

dans l'échelle des âges, et T 1 dans le temps (fig. 5, A). Si l'on affirme brutalement cette dualité du temps pour le biologiste, l'indigence du vocabulaire commun qui a été conçu dans l'optique d'une chronologie linéaire, constitue un sérieux handicap pour l'exprimer. C'est pourquoi il nous a semblé préférable, dans une première approche, de considérer, d'une part l'écoulement du temps, et d'autre part, la succession instantanée des âges.

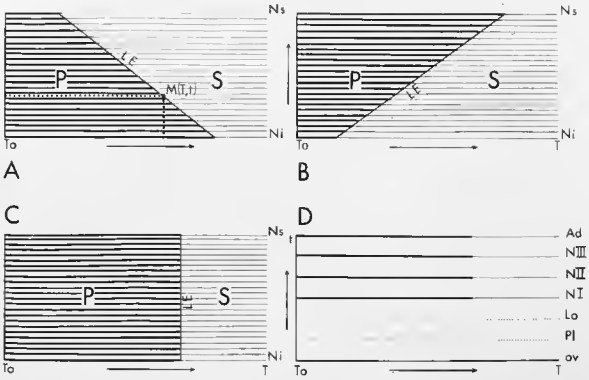


FIG. 5. — A, B, C : Diagrammes chronologiques d'une variation P S (P, primitif, S, secondaire) pour un animal et sa lignée. L'ontogenèse est supposée continue; nous avons figuré un grand nombre d'échelons, d'états repères. Sur ces diagrammes, T représente le temps phylogénétique et t le « temps ontogénétique ». La vie d'un animal qui est un instant de T peut être matérialisée sur le diagramme par une perpendiculaire à l'axe To T au temps actuel. Cette verticale peut ou non couper la ligne évolutive L E qui sépare les domaines P et S. A, harmonie descendante accord ontophylogénique; C : Harmonie verticale (d'après GRANDJEAN, 1951 b, fig. 1 légèrement modifiée); D : Diagramme rendant compte d'un exemple d'évolution de type vertical, celle du segment adanal. Le trait continu épais correspond, comme dans les diagrammes voisins, au caractère primitif P (ici absence de segment adanal). Le trait fin continu correspond au caractère secondaire S (ici absence d'un segment adanal). Lorsque ce segment n'apparaît pas chez les *Actinotrichida*, à la protonymphe N I, il n'apparaît pas non plus aux stases ultérieures. Ce segment n'existant jamais chez la larve La et chez la prélarve Pl, le pointillé indique qu'à leur niveau il n'est pas question de ce changement P.S.

On peut utiliser de tels diagrammes pour rendre compte du remplacement d'un caractère primitif P, par un caractère secondaire S, au cours du temps phylogénétique T. Chez un animal, ancêtres compris, le remplacement s'effectue à un moment M dont la position est fonction de variables indépendantes t et T. Cette position de M au cours des temps biologiques est représentée par une courbe, la *ligne de séparation chronologique. Si P précède toujours*, par définition, *S au cours du temps phylogénétique, il n'en est pas de même au cours de l'ontogenèse.* Cette dernière est représentée par une perpendiculaire à l'axe T au moment T 1 considéré, et suivant le sens de l'inclinaison de la ligne de séparation, on peut observer *3 types de développement* :

— l'animal, d'abord porteur du caractère primitif, acquiert ensuite le caractère secondaire. Ceci est conforme à la loi de répétition (fig. 5, A);

— l'animal peut au contraire présenter au début de son développement le caractère secondaire et acquérir le primitif seulement vers la fin de son ontogenèse, il y a donc une inversion (fig. 5, B);

Source : MNHN, Paris

— si la ligne de séparation chronologique est verticale, elle n'est coupée par aucune ontogenèse et cela signifie que le changement s'effectue à tous les niveaux à la fois à un instant Tx (fig. 5, C).

Cette façon de voir constitue un point de départ pour l'élaboration de diagrammes qui rendent compte des phénomènes complexes qui résultent de la multiplicité des phylogenèses et de leur indépendance. Nous aurons par la suite l'occasion de les envisager en détail.

2) SEGMENTATION DE L'OPISTHOSOMA CHEZ *OPILIOACARUS*

Principales références

— CRANDJEAN, 1936 b
— Van der HAMMEN, 1966, 1969

Chez les *Arachnides*, si l'on ne tient pas compte de la région préchélicérienne, *on reconnaît un nombre de segments* qui varie *de 17 à 19*, ce dernier chiffre étant atteint chez les Scorpions. Dans tous ces groupes, l'*ouverture génitale* se trouve au niveau du *segment n° VIII*, qui est le second de l'opisthosoma. Contrairement aux apparences, les Scorpions n'y font pas exception : l'embryologie nous apprend que le segment prégénital (VII) se forme tout de même puis disparaît précocement sans laisser de traces.

Chez les *Acariens actinochitineux*, *on reconnaît*, *sans peine*, *à la face inférieure du corps*, *les six premiers segments*. *Les difficultés commencent au-delà* du segment VI, porteur de la 4e paire de pattes. En s'éloignant vers l'arrière, on trouve ensuite assez rapidement l'ouverture génitale qui occupe souvent une position avancée entre les épimères IV. Puis, immédiatement après les volets génitaux, parfois même à leur contact, on arrive aux *paraproctes*, qui constituent les valves bordant l'ouverture anale. Toutes ces régions se remarquent très bien chez les *Caeculidae*. En continuant à progresser vers l'arrière à la face inférieure du corps, on rencontre une succession d'alignements semi-circulaires de poils et de plis. On atteint alors l'extrémité postérieure du corps et si l'on continue, on passe à sa face supérieure. Nous avons qualifié à dessein ces faces d'*inférieures* et de *supérieures* car elles ne correspondent pas exactement aux parois *ventrale* et *dorsale* du corps de l'Archétype. *L'anus qui devrait être terminal se trouve à la face inférieure*. La région située entre les paraproctes et la pointe postérieure des volets génitaux a été l'objet d'une *forte « compression »* qui a permis à la région anale de basculer à l'horizontale en entraînant à sa suite les derniers segments de l'opisthosoma dans un mouvement comparable à la flexion du soufflet d'un accordéon. Ces déformations sont indiquées par des flèches sur la figure 6, B. Une grande partie de la *région ano-génitale est devenue*, de ce fait, *illisible* ventralement et latéralement *du point de vue de la segmentation*.

Van der HAMMEN a montré que les *Opilioacarida* étaient susceptibles de nous tirer d'embarras, car *leur opisthosoma semble avoir conservé la rectitude originelle*. L'anus est terminal et le groupement et l'alignement d'organes et de structures (empreintes musculaires, lyrifissures, plis...) permettent de reconnaître les segments qui se succèdent à la face ventrale. Si l'on fait abstraction du tubercule anal (Van der HAMMEN, 1969) on atteint, comme chez les Scorpions, le chiffre de XIX. Les segments ainsi reconnus n'ont pas une forme annulaire régulière. Dans la région pleurale, ils sont rebroussés vers l'arrière alors qu'ils s'avancent au contraire ventralement entre les P IV et surtout à la face dorsale. Nanti de ce que nous avons appris à la face inférieure, nous pouvons *tenter de numéroter les segments de la face dorsale en partant de l'arrière* vers la région antérieure de l'opisthosoma ; la séparation des segments VIII et VII est incomplète ce qui n'est pas fait pour nous étonner, si l'on se souvient que le segment VII a tendance à s'atrophier et à disparaître chez les Arachnides (pédicelle des Araignées, segment VII des Scorpions). Le bord antérieur de l'opisthosoma se situe donc, là où s'affrontent deux zones bien distinctes : une partie antérieure couverte de poils et dépourvue de lyrifissures, et une région postérieure glabre, mais très riche en lyrifissures. Le sillon qui les sépare se situe, dans le plan du sillon séjugal. Van der HAMMEN le nomme *sillon disjugal*. *L'avancée de la région*

Source : MNHN, Paris

antérieure dorsale de l'opisthosoma a entraîné apparemment la disparition de la région dorsale du métapodosoma.

Avant de tenter d'appliquer ces données aux *Actinotrichida*, il nous faut acquérir d'autres notions.

3) DÉVELOPPEMENT DES SECMENTS POSTÉRIEURS DE L'OPISTHOSOMA CHEZ LES *ACTINOTRICHIDA*

Principales références

— GRANDJEAN, 1939 c ; 1939 i
— Van der HAMMEN (1963)

Les *Actinotrichida* primitifs comme les *Endeostigmata* et les Oribates primitifs, montrent clairement une augmentation du nombre des segments postérieurs de l'opisthosoma au cours de leur ontogenèse. GRANDJEAN en a précisé les modalités qui sont moins évidentes.

• *Chaque nouveau segment apparaît en bordure de l'anus* (*situation paraproctale*) et repousse vers l'avant celui qui était le dernier à la stase précédente ;

• Le nombre de segments postlarvaires varie de 0 à 3. Il est élevé chez les Acariens primitifs. L'*absence d'un ou plusieurs segments est secondaire*, c'est un indice d'évolution régressive.

• *L'apparition de chacun des segments est liée à une stase (eustasie).*
pseudanal : larvaire ;
adanal : protonymphale ;
anal : deutonymphale ;
peranal : tritonymphale.

Un segment qui n'apparaît pas à sa stase ne se manifeste plus au cours de l'ontogenèse, ainsi que ceux qui étaient susceptibles d'apparaître aux stases ultérieures. L'apparition de ce caractère secondaire est donc simultanée à tous les niveaux du développement. Ce type d'évolution est une *régression verticale* que schématisent les diagrammes C et D de la figure 3. Chez les *Caeculidae*, l'addition des segments s'arrête à la protonymphe avec le segment adanal.

On constate deux faits :

— Les effets de la phylogenèse contrarient la « marche normale » de l'ontogenèse ;
— Pour compter le nombre des segments des Acariens de l'arrière vers l'avant, il faut prendre le départ sur des segments homologues et non similaires.

4) LA ONZIÈME LOI DE MÉTAMÉRISATION DE LANKESTER ET SON APPLICATION AU NIVEAU DE LA SÉPARATION PROSOPISTHOSOMATIQUE

Principales références

— GRANDJEAN, 1946 b
— Van der HAMMEN, 1963
— LANKESTER, 1904

Van der HAMMEN (1963, p. 430) *a eu le mérite d'attirer l'attention sur la 11e loi que* E. Ray LANKESTER *avait énoncée en 1904* (p. 538-539) à propos de la structure des Arthropodes.

« Any somite in the series which is the anterior or posterior somite of a tagma may become atrophied, reduced in size, or partially aborded by the suppression of some of its meromes ; and finally, such a somite may disappear and leave no obvious trace in the adult structures of its presence in ancestral forms. This is called the excalation of a somite.

Source : MNHN, Paris

Frequently, however, such « excalated » somites are obvious in the embryo or leave some merome (e.g. neuromere, musele or chitinplate) which can be detected by minute observation (microscopic) as evidence of their former existence. The somite of the maxillipede (third post-oral appendage) of *Apus cancriformis* is a good example of a somite on its way to Excalation. The third praeoral and the praemaxillary somites of Hexapod insecte are instances where the only traces of the vanished somite are furnished by the microscopic study of early embryos. The praegenital somite of the Arachnida is example of a somite which is preserved in some members of the group and partially or entirely excalated in other cases, sometimes with fusion of its remnants to neighbouring somites. »

Comme le fait remarquer Van der HAMMEN, *cette loi concerne*, non seulement l'extrémité des tagmes qui s'affrontent au niveau de *la séparation prosopisthosomatique*, *mais aussi la réduction du nombre* des somites qui affecte les *segments postlarvaires*. Cet auteur considère que ce phénomène relève de la *loi de retardement*, selon laquelle un organe tend à apparaître de plus en plus tard au cours de l'ontogenèse pour ne plus apparaître du tout. On a l'impression, au premier abord, que ceci est en contradiction avec le mode d'évolution qui affecte les somites postérieurs, la régression verticale, mais on peut considérer qu'il constitue, en fait, un cas limite. *Les régions antérieures et postérieures de l'opisthosoma sont donc sujettes à une nette régression, non seulement chez les Arachnides, mais aussi chez les Acariens.*

- Dans la partie antérieure de l'opisthosoma :
  - le segment VII situé entre l'ouverture génitale et le podosoma est fortement « comprimé ».
  - la région génitale (VIII, IX, X) est sujette à un retardement ;
- Sur les segments postérieurs de l'autre tagme, un processus similaire serait en cours :
  - la patte IV n'existe pas chez la larve ;
  - GRANDJEAN fait, d'autre part, remarquer que la « dénudation protonymphale de la 4e paire de pattes « dont la chétotaxie est très pauvre est un stade régressif annonciateur d'une disparition. Cette régression aux bas niveaux relève du processus de retardement ;
  - les *Tetrapodili* nous montrent d'ailleurs des adultes qui ne possèdent pas de pattes III et IV.

Ces manifestations régressives aux confins des tagmes, donc des groupements primitifs de somites, ne se produisent pas là où on les attendrait, c'est-à-dire au niveau du sillon séjugal, entre le protéro et l'hystérosoma. *Les segments des pattes I et II ne sont pas affectés.* Cette remarque de Van der HAMMEN nous paraît fondamentale, elle permet de replacer les Acariens dans un contexte plus général en considérant que *la division prosopisthosomatique est primitive et, que la distinction entre protéro et hystérosoma s'appuie sur une division d'origine secondaire.*

5) CONSTITUTION ET ONTOGENÈSE DE LA RÉGION GÉNITALE

Principales références

- GRANDJEAN, 1938 d
  1946 a
  1956 a
  1969 a
- Van der HAMMEN, 1963

Voici les grands traits de sa constitution.

Elle se reconnaît chez l'adulte de la plupart des *Actinotrichida* (*Caeculidae* entr'autres) par la présence de deux *lèvres progénitales* qui se rejoignent sur la ligne sagittale. Il s'agit de *deux tecta scléritisés et articulés* qui se referment comme des volets au-dessus de la chambre progénitale dans laquelle se trouve rétractée, l'extrémité externe des organes génitaux, avec de chaque côté une rangée de trois *papilles génitales*.

Chez la plupart des Arachnides, l'ouverture génitale proprement dite constitue une *fente transversale* qui s'ouvre au niveau du segment VIII.

Source : MNHN, Paris

Chez les *Actinotrichida*, cette même fente que l'on qualifie d'eugénitale a la forme d'une *étoile à trois branches*, et il est *difficile de l'attribuer à un segment défini*. On peut supposer qu'elle s'ouvre également au niveau du segment VIII.

Les papilles génitales correspondent vraisemblablement à des vestiges d'appendices de l'opisthosoma. GRANDJEAN a montré leur ressemblance avec l'organe de Claparède. Cet organe et les papilles se présentent chez les *Actinotrichida* primitifs sous la forme d'un appendice multiarticulé qui rappelle les formations appendiculaires particulières de certains Arachnides. Van der HAMMEN fait remarquer que les papilles génitales font penser aux filières tétra-articulées des Araignées primitives du genre *Liphistius*. *On peut donc considérer que les papilles correspondent aux appendices de trois segments de l'opisthosoma, le VIII, le IX et le X, qui sont réunis secondairement sous une ouverture longitudinale commune.*

GRANDJEAN (1969, p. 338-339), fig. 8, propose une *hypothèse* séduisante pour la *formation de la chambre progénitale* des Oribates au cours de l'évolution. Nous l'avons interprétée schématiquement en vue latérale sur la figure 6, A et B. Les lèvres progénitales seraient nées, de chaque côté de l'ouverture eugénitale d'une ride crescentiforme qui tendait à entourer l'ouverture génitale. Ce *bourrelet* se serait *développé ensuite en tectum protecteur* au-dessus de la cuvette contenant les papilles et l'ouverture génitale. Leurs bords libres se rencontrant auraient assuré la fermeture de cette dépression qui constitue la chambre progénitale.

Quant à l'ontogenèse de cette région, elle semble délicate à interpréter. Chez les *Caeculidae*, comme chez beaucoup d'*Actinotrichida*, *on voit apparaître une paire de papilles génitales à chaque stase nymphale*, mais les données sur leur ordre d'apparition sont contradictoires et demandent à être précisées. Si la succession que Van der HAMMEN pense avoir reconnue chez une espèce de *Fortunyia* (Oribates) 1963 était générale, on serait fortement tenté d'y voir une régression des segments antérieurs de l'opisthosoma par retardement.

Il convient toutefois de ne pas confondre la disparition des appendices avec celles des segments qui les portent. Ces segments peuvent parfaitement exister sans être discernables. Enfin il ne faut pas oublier qu'on se trouve dans une région génitale qui est naturellement très affectée par la maturation qui se déroule au cours de l'ontogenèse et qui est peut-être le siège de phénomènes d'épimorphose.

6) SEGMENTATION DE L'OPISTHOSOMA CHEZ LES *ACTINOTRICHIDA*

Principales références

— GRANDJEAN, 1939 e
1939 i
— Van der HAMMEN, 1969

C'est chez les Oribates primitifs et ches les Endeostigmata que l'on peut encore le mieux retrouver des traces évidentes de la segmentation primitive ; cependant, elle n'est pas aussi complète et aussi belle que chez les *Opilioacarus*. GRANDJEAN (1939 e) a décrit cette segmentation chez les *Endeostigmata*, puis il a proposé, 1939 (64), de désigner les segments par des lettres : soit, en partant de l'avant, G, O, E, F, H, PS, AO, AN, PA. On reconnaît donc vers l'arrière les initiales de *pseudanal*, *adanal*, *anal*, *peranal* (fig. 6, en haut).

Van der HAMMEN (1969) propose chez *Alycus* une numérotation des segments tenant compte des résultats obtenus chez *Opilioacarus*. Le segment G qui est incomplètement divisé en deux correspond vraisemblablement aux segments VIII et VII d'*Opilioacarus*. Les autres segments sont simples, et les équivalences peuvent être établies ainsi :

G = VII + VIII, O = IX, E = X, F = XI, H = XII, PS = XIII, AO = XIV, AN = XV, PA = XVI

Les extrapolations en cascade sont évidemment dangereuses, mais les preuves directes d'homologie des segments d'un groupe à l'autre manquent. *Si l'on connaît le développement post-larvaire de*

Source : MNHN, Paris

l'opisthosoma d'un Actinotrichida, *il est possible de numéroter les segments en prenant le départ à l'arrière sur l'un des 4 derniers qui sont eustasiques*, et dont la date ontogénétique d'apparition révèle le numéro d'ordre.

Chez les *Caeculidae*, le dernier segment apparaît à la N I ; c'est donc l'adanal, le segment XIV. Nous nous en tiendrons ici pour l'instant car de nouvelles difficultés vont surgir.

7) HYPOTHÈSE DE GRANDJEAN RELATIVE À L'ORIGINE SEGMENTAIRE DU « DESSUS DU PROPODOSOMA » OU PRODORSUM

Principales références

GRANDJEAN, 1939 e, p. 19-21

— GRANDJEAN, 1939 e, p. 19-21.
1954 a, p. 267-270
— ZAKHVATKIN, cf. 26 (n° 156 Grandjean), p. 675

GRANDJEAN a nommé *prodorsum*, la région antéro-dorsale du corps comprise entre les sillons *sous-frontal* et le *dorso-séjugal*.

Le sillon sous-frontal passe en avant sous le naso et juste à la limite dorsale des coxae mandibulaires. Le sillon *dorso-séjugal* continue dorsalement le sillon séjugal. Cette zone porte 6 paires de poils chez les Oribates et les Endéostigmates. On doit toutefois se contenter de comparaisons numériques car les homologies sont délicates à établir.

GRANDJEAN a reconnu et figuré chez *Pachygnathus dugesi* (fig. 1 A) et chez *Terpnacarus bouvieri* (1939) (60, fig. 1) (*Endeostigmata*) deux apodèmes transverses qui semblent correspondre à des sillons. Il les nomme ***apodème dorsal*** *ap. d.* et ***postéro-dorsal*** *ap. pd. Alicorhagia* en montre 3 correspondant aux sillons *sa*, *sm*, *sp*.

Ces apodèmes, ainsi que les parois qu'ils séparent, servent d'insertion aux muscles moteurs des mandibules et de l'infracapitulum. On peut supposer que l'ensemble muscles et téguments appartient aux métamères des mandibules (segment I) et du palpe (segment II), le naso devant être considéré comme le vestige de la région préchélicérienne.

Latéralement, beaucoup d'Oribates comme le Palaeacaroïde, *Ctenacarus araneola* Grj (GRANDJEAN, 1939 e, fig. 11 *ap. l*), présentent une nervure ou un *apodème latéral oblique* qui semble prendre naissance de chaque côté *entre la mandibule et le palpe* comme s'il correspondait à la ligne de *séparation des segments I et II. Cette hypothèse qui reporte la limite postérieure des segments II au niveau du sillon dorso-séjugal ne laisse pratiquement pas de place aux régions tergales des segments des deux premières paires de pattes, les segments III et IV.*

GRANDJEAN a fait remarquer que les *Palaeacaroides apportaient un remarquable argument en faveur de cette supposition* (GRANDJEAN, 1954 (156), p. 267).

Ces Acariens présentent en avant du sillon dorso-séjugal et au-dessus des pattes II une région où les téguments sont souples et plissés, toujours dépourvus de poils et de sclérites, la ***zone asthénique*** (GRANDJEAN, 1954 a, fig. 11, B entre *as. a* et *as. p*).

Les limites segmentaires qui sont verticales au niveau du sillon dorso-séjugal sont de plus en plus obliques lorsque l'on s'éloigne vers l'avant jusqu'au segment mandibulaire.

« Il est donc à la fois logique et conforme à l'apparence, de faire correspondre à la zone asthénique, non seulement les pattes I, mais les pattes II » (GRANDJEAN, 1954 (156), p. 267).

On peut donc émettre l'hypothèse selon laquelle *les régions dorsales des segments des deux premières paires de pattes, segments III et IV auraient régressé jusqu'à disparaître totalement chez la plupart des Acariens et que la zone asthénique des Palaeacaroïdes en représenterait un vestige particulièrement résistant.*

Cette extension postéro-dorsale du prodorsum, au détriment des régions tergales régressives des

Source : MNHN, Paris

segments des deux premières paires de pattes, n'est pas isolée au sein des Arachnides. GRANDJEAN (1936 b, p. 444 ; 1939 e, p. 20-21 ; 1954 a, p. 270) et ZAKHVATKIN (1945, p. 675) ont fait remarquer la *similitude de faciès qui existe entre les Palaeacaroïdes et les Solifuges*. Il semble que chez ces derniers, la région dorsale des segments III et IV soit particulièrement réduite, et comme compressée par le propeltidium qui fait songer au prodorsum et qui semble redresser à l'horizontale leurs énormes chélicères (cf. MILLOT et VACHON in GRASSE, p. 484, fig. 243, d'après KASTNER 1933). Selon GRANDJEAN, chez les *Actinotrichida*, la *régression des régions tergales III et IV serait une conséquence de cette cambrure de l'avant du corps*.

C – TERMINOLOGIE EN SOMA DE GRANDJEAN (1970)

Cette terminologie repose sur une hypothèse fondamentale que GRANDJEAN a formulée ainsi : « *le podosoma ancestral s'est tellement raccourci sur le dos des Acarieas qu'il s'est anaulé dans le plan de symétrie et au voisinage de ce plan. Son emplacement dorsal primitif n'est plus représenté aujourd'hui que par le silloa das* » (1970, p. 819). Elle consiste donc en une combinaison de son hypothèse relative au prodorsum, et des conséquences de la correction apportée par Van der HAMMEN à la limite antéro-dorsale de l'opisthosoma.

La région dorsale du podosoma de REUTER-OUDEMANS, coincée par les chevauchements convergents du prodorsum et de l'opisthosoma, a disparu presque complètement chez les Actinotrichida. Il ne subsiste plus que dans la région latérale et ventrale où l'on distingue toujours un propodosoma et un métapodosoma que sépare le sillon séjugal.

La limite antérieure de l'opisthosoma qui était théoriquement *le silloa postpédieux a pris uae forae secondaire* que Van der HAMMEN a qualifiée de ***limite disjugale*** (1963, p. 433). De l'autre côté du plan transverse de pseudosymétrie. GRANDJEAN a reconnu une *ligne* qui correspond théoriquement au *résultat de la déformatioa du silloa qui séparait les segmeats II et III*, il l'a *aommée* ***abjngale***. Ces limites tendent à rejoindre le sillon séjugal dans la région dorsale où ces structures s'associent pour former le sillon *das*. La limite abjugale laisse en avant du corps une région composée par les segments préchélicériens et les segments I et II. Pour la commodité des descriptions on distingue dans cet ensemble une partie ventrale qui correspond au gnathosoma dans son sens pratique, et une région dorsale que GRANDJEAN a nommée *aspidosoma*.

– L'***aspidosoma*** comprend donc les vestiges de la région préchélicérienne et les tergites des segments I et II.

– Le ***gaathosoma*** correspond, quant à lui, aux régions épimériques coxales des segments chélicériens et palpiens.

L'ensemble *opisthosoma gnathosoma* constitue l'***épiprosoma***.

Depuis fort longtemps, les acarologistes avaient ressenti la confusion qui régnait dans la région dorsale antérieure du corps et l'usage du terme prodorsum introduit par GRANDJEAN évitait de parler de la région dorsale du propodosoma.

La modification la plus importante est entraînée par la correction que Van der HAMMEN a apportée à la limite de l'opisthosoma qui se confond dorsalement avec celle de l'hystérosoma. Nous emploierons désormais opisthosoma dans ce nouveau sens.

QUELQUES REMARQUES À PROPOS DE LA FIGURE 6

Nous avons essayé, conscient des dangers que cela présente, *de résumer* ce qui précède en rassemblant *dans un tableau synoptique, les faits et les hypothèses relatives aux grands traits de l'évolution et de la segmentation du corps chez les* Actinotrichida, *en appliquant aux* Caeculidae, *la nouvelle terminologie de* GRANDJEAN.

Source : MNHN, Paris

La *figure supérieure* représente ***l'Archétype d'un Actinotrichida*** sur lequel les segments se succèdent régulièrement. La *figure inférieure* est une ***vue latérale d'un Caeculidae*** qui rend compte des modifications subies par les structures originelles hypothétiques. L'arrière de l'Archétype (fig. 6, en haut) montre l'ordre d'apparition des segments au cours du temps ontogénétique t, et de leur disparition pendant le temps phylogénétique T, l'état actuel de l'opisthosoma des *Caeculidae* étant figuré en trait plein. Nous avons schématisé la formation de la chambre progénitale selon l'hypothèse de GRANDJEAN (1969, p. 338-339). On y reconnaît le bourrelet qui va s'étendre en volet tectiforme et les papilles génitales multiarticulées des formes primitives. On note enfin le profil de l'ouverture eugénitale en étoile à trois branches.

Les déformations des structures au cours de l'évolution sont schématisées par des flèches.

— f 1 indique le mouvement de flexion qui affecte l'arrière de l'opisthosoma. Les motifs qui couvrent les régions tergales des derniers segments du corps les individualisent et permettent de suivre leur déplacement ;

— f 2 souligne le mouvement de cambrure de la région antérieure ;

— f 1, f 2 dessinent la déformation en S à laquelle GRANDJEAN a souvent fait allusion (1954, 156, p. 250) ;

— f 3 et f 4 montrent les chevauchements convergents des régions tergales antérieures et postérieures qui compriment la région dorsale du podosoma originel jusqu'à la faire disparaître.

Les flèches doubles et épaisses F C rendent compte, par le rapprochement de leurs échelons, de la compression dont furent l'objet :

F C 1, la région tergale du podosoma ;

F C 2, la région latéro-ventrale de l'opisthosoma entre les volets anaux et génitaux.

Le tableau fait, par ailleurs, apparaître les deux terminologies principales :

— REUTER-OUDEMANS figure théorique du haut.

— CRANDJEAN, appliqué à un *Caeculidae* sur la figure du bas.

Il n'est pas possible de définir avec certitude les limites disjugales et abjugales chez les *Caeculidae*. Latéralement, entre les coxae et les sclérites dorsaux, on remarque une assez large bande de tégument ridé dont une partie appartient peut-être au podosoma comme la zone asthénique des Palaeacaroïdes. Nous partageons arbitrairement cette zone au niveau du sillon séjugal entre l'aspidosoma et l'opisthosoma, et nous considérons que la limite latéro-dorsale du podosoma correspond au bord supérieur de la région scléritisée des coxae. Pour faciliter la compréhension, nous avons écarté légèrement les limites abjugale et disjugale des structures avec lesquelles nous proposons de les confondre.

Source : MNHN, Paris

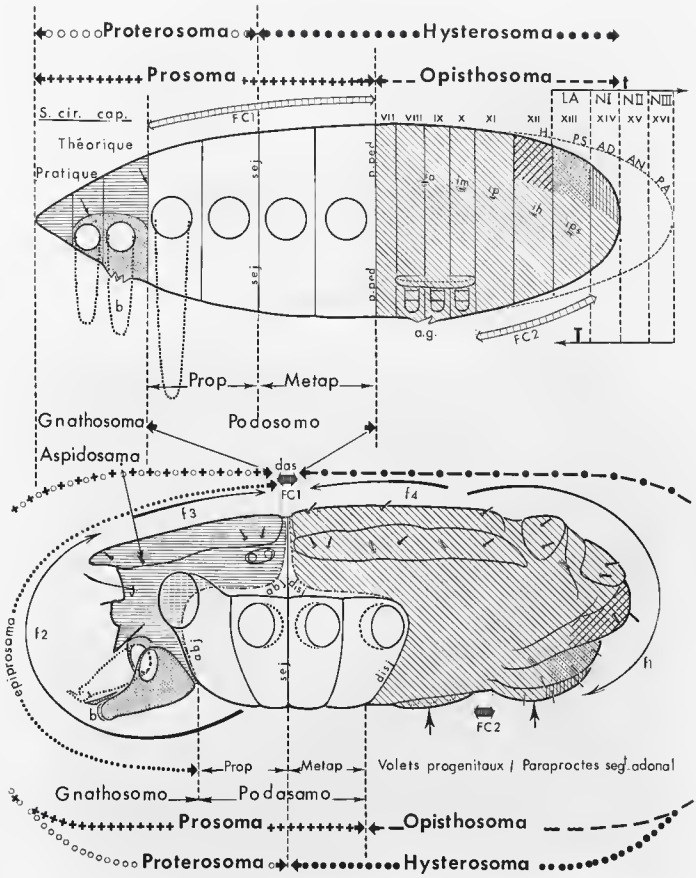


Fig. 6. — Voir p. 39. « quelques remarques à propos de la figure 6 ».

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LE TÉGUMENT ET LES PHANÈRES DU CORPS ET DES APPENDICES

I – LE TÉGUMENT

Les parois du corps sont constituées par un tégument souple et ridé reliant entre elles des plages dont la sclérotisation est plus ou moins avancée et d'étendue variable selon les genres et les espèces.

Le tégument souple est surtout développé *dans les régions ventrales et pleurales du corps*. Il est ridé, la densité des sillons étant variable d'une espèce à l'autre, comme on peut en juger par la comparaison des faces ventrales de *M. sabulicola* Franz, 1952 (COINEAU, 1969, p. 211, fig. 2) et *M. franzi* Coineau, 1968 (p. 150, fig. 2) qui correspondent à deux espèces très voisines l'une et l'autre. Il est extensible, ce qui permet à l'opisthosoma des femelles de se dilater largement au cours de leur maturation. Cette faculté est également mise à profit pendant la pupaison.

Le tégument rigide, qui constitue les sclérites, se distingue généralement par une *coloration testacée plus accentuée* que dans les régions souples. La *mélanisation* intéresse généralement tout le corps, mais elle est particulièrement *intense sur les pattes et sur les sclérites*. Elle présente parfois des lacunes. Les fenêtres ainsi ménagées laissent apparaître une substance blanche (guanine ?) qui donne un aspect maculé ou marbré à l'animal. *Calocaeculus lawrencei* n. sp., est une espèce particulièrement remarquable (fig. 78). La mélanisation est parfois très réduite et chez *C. nicoleae* n. sp., elle apparaît sous la forme de taches acajou sur un fond blanc ivoire. Chez *Microcaeculus sabulicola* Franz, 1952, elle est presque nulle à l'aspidosoma et l'opisthosoma, et cet animal sabulicole offre, en vue dorsale, l'aspect laiteux d'un grain de quartz.

Lorsqu'on examine, à un fort grossissement, un sclérite mélanisé, on remarque immédiatement un réseau clair qui délimite des polygones foncés correspondant à la projection des cellules hypodermiques. Leur surface est criblée d'une myriade de ***ponctuations*** (fig. 7 C) qui correspondent à l'aboutissement des pores de la cuticule (WHARTON et col. 1968, p. 208). On remarque également un certain nombre de ***pores*** d'un diamètre plus important qui se distribuent sur les sclérites au voisinage des poils (fig. 7 C et 14). *Ils existent dès la larve sur l'aspidosoma* qui est l'une des rares régions sclérotisées, fig. 45, 46, 47 A). Leur *nombre qui est alors faible*, trois ou quatre de chaque côté, le plus souvent, *s'accroît fortement au cours du développement*, et ils apparaissent, dès la protonymphe, sur la plupart des régions sclérotisées du corps où ils se localisent chez l'adulte. Nous avons figuré leur répartition chez le mâle d'*Allocaeculus catalanus*, et nous avons suivi leur développement chez cette espèce. Chez la protonymphe, chaque groupe de pores est réduit à deux ou trois seulement. Elle n'en montre pas sur les épimères mais en possède, par contre, deux de chaque côté sur l'infracapitulum. C'est chez la deutonymphe que nous avons noté leur apparition sur les épimères. L'importance de chaque groupe de pores s'accroît à chaque stase, mais c'est seulement chez l'adulte que les sclérites pseudanaux les acquièrent. Les paraproctes en sont toujours dépourvus.

Source : MNHN, Paris

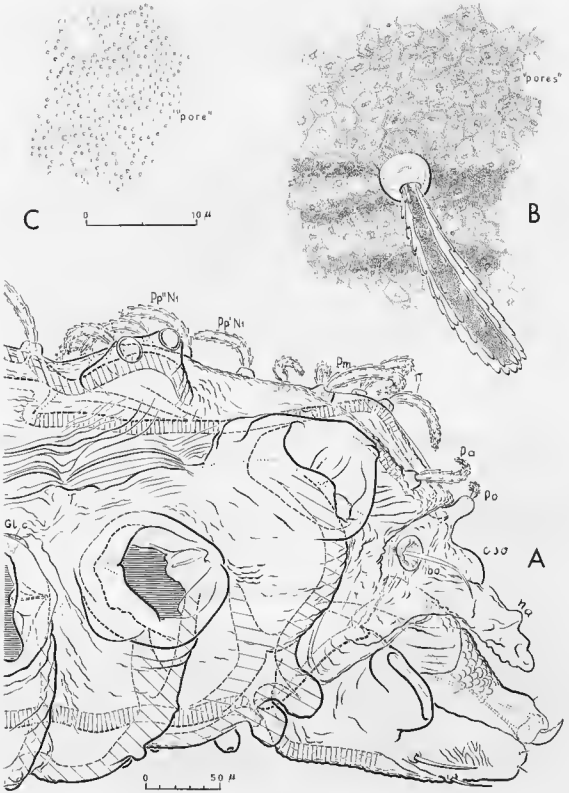


FIG. 7. — *Allocaecilus catalunus* Franz 1954. A : Profil de la région antérieure du corps d'une femelle ; *bo*, trichobothrie de l'aspidosoma ; *cso*, cornée supérieure du naso ; *nt*, naso ; *gl c*, glande coxale ; B : Détail d'un poil *cl* et du tégument qui l'entoure chez un adulte ; C : Détail du tégument de la région proche de *cl* montrant deux « pores » ; Les autres correspondant à la porosité habituelle de la cuticule (d'après Y. CONCAU, 1963, fig. 2).

Source : MNHN, Paris

Des pores semblables se rencontrent également sur les pattes, dans la région distalo-ventrale des articles et plus particulièrement sur le tibia, le génual et les fémurs. Leur nombre est généralement faible, certains n'en possèdent qu'un seul. Ces formations sont présentes chez les représentants des différents genres que nous avons examinés. La répartition et le mode de développement que nous avons donnés à propos de *Allocaeculus catalanus* Franz 1954, sont probablement valables dans leurs grandes lignes pour les différentes espèces de la famille.

Ces pores qui sont situés à la limite des projections des cellules hypodermiques, *correspondent peut-être* à l'aboutissement du *canal excréteur de cellules glandulaires*. Les coupes histologiques que nous avons faites ne nous ont pas permis de nous en assurer. On peut supposer, comme le font G. W. Wharton, W. Parrish et D. E. Johnston (1968), p. 213, que les excrétions ou les sécrétions de ces pores sont peut-être responsables de la formation de la couche externe « cement layer ».

Le ***cérotégument*** constitue *une couche mince qui porte* le plus souvent *des granules irréguliers* auxquels se mêlent des *débris organiques et minéraux empruntés au milieu* et qui confèrent à l'animal une certaine homochromie. Nous avons ainsi récolté des spécimens de *M. hispanicus* grisâtres, dans les fentes d'un calcaire en plaquette, et des *Allocaeculus catalanus* de couleur rouille sur l'argile de décalcification dont étaient revêtues les parois des lithoclases d'un calcaire compact. Cette même espèce passe également inaperçue dans les débris que retiennent sur les rochers, certaines plantes en coussinet.

D'autres formations concernent le tégument. Ce sont les *lyrifissures*, les ouvertures des *canaux évacuateurs des glandes coxales*, les *impressions musculaires*, ainsi que les principaux éléments de l'architecture du corps qui sont en surface, les *carènes* et les *sillons*, et sur la face interne les *apodèmes*. Ces structures seront envisagées au cours des chapitres ultérieurs.

II – LES PHANÈRES PORTÉS PAR LE CORPS ET LES APPENDICES

Nous donnons ici seulement la description des principaux types de phanères, leurs modes d'implantation et de différenciation au cours de l'ontogenèse et de la phylogenèse étant envisagés ultérieurement.

1) LES POILS ORDINAIRES

Ce sont *les plus nombreux*, on les trouve *à la fois sur le corps et sur les appendices*. Un examen sommaire montre que ceux de la face dorsale du corps et des appendices offrent un même aspect, et qu'ils sont généralement plus développés et plus ornementés que ceux de la face ventrale. On note enfin immédiatement l'existence de poils hypertrophiés particulièrement forts sur les deux premières paires de pattes. Une étude des plus attentives nous montre enfin que les poils dorsaux peuvent présenter divers aspects et la comparaison de leur structure montre qu'en fait, ils ne sont pas fondamentalement différents.

Les poils hypertrophiés des premières paires de pattes, que nous avons qualifiés de ***spiniformes*** et de type *S* (Coineau, 1964, p. 32), ont *une taille qui permet de lire assez aisément leur structure*. Ils comprennent trois régions principales :

– *une racine ;*
– *un pied ;*
– *un corps.*

Source : MNHN, Paris

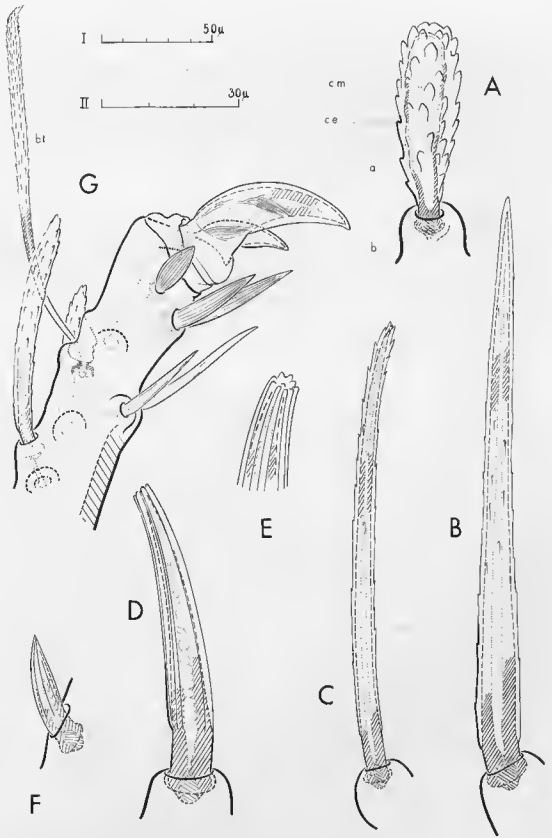


FIG. 8. — Principaux types morphologiques de poils chez *Allocaeculus catalanus* Franz 1954. A : Coupe optique d'un poil dorsal; *a*, actinopiline; *b*, bouchon; *ce*, couche externe; *cm*, cavité médullaire; B : Poil spiniforme de type S; C : Poil de type L; D : Calcar du palpe; E : Détail de l'extrémité du calcar du palpe; F : Calcar *er* du tarse des pattes; G : Extrémité du tarse IV, montrant la tricholobothrie tarsale *bt* (d'après Y. COINEAU, 1964, fig. 2).

Source : MNHN, Paris

Cette dernière partie montre deux cavités que délimitent deux structures concentriques : la *couche externe isotrope*, et l'axe *actinopilineux*.

– La ***couche externe isotrope***, est mince et gaufrée. La surface se soulève en minuscules épines aplaties et étirées parallèlement à l'axe d'allongement du poil. Elle est légèrement distante de l'axe d'actinopiline et ménage donc un ***espace périphérique***.

– L'***axe actinopilineux*** qui constitue la partie la plus massive et la plus rigide du poil est creusé d'une ***cavité médullaire axiale***. Les parois de cet axe tubulaire sont d'une épaisseur au moins égale ou supérieure au diamètre de la cavité. Leur face interne est parfois irrégulière, elle émet (comme sur la figure 8 en D) des trabécules qui tendent à fractionner la cavité. Cette cavité présente enfin un *couteau granuleux*.

Le ***pied*** qui se situe entre le corps du poil et son ***collet*** *ne présente pas d'espace périphérique*. On ne distingue pas la couche isotrope ; la coloration au Noir Chlorazol ne la met clairement en évidence sur le corps du poil que jusqu'à la base de la cavité périphérique. Lorsqu'on l'arrache, elle se détache sans entraîner de lambeau provenant du pied. Si elle existe à ce niveau, elle doit être très mince et étroitement appliquée à l'axe d'actinopiline. Le pied est court et le diamètre extérieur du poil marque un très net rétrécissement à ce niveau. Sa charpente en revanche est beaucoup plus robuste. L'axe actinopilineux étant plus large et sa cavité médullaire plus étroite.

La partie qui est logée dans une cavité de la cuticule constitue la ***racine***. Elle offre la forme d'une toupie. C'est une masse actinopilineuse qui comporte deux éléments :

– *une couronne ;*
– *un bouchon b.*

Ce dernier est biréfringent comme la couronne, mais lorsqu'on observe, entre nicols croisés, un poil, selon une direction perpendiculaire à son axe d'allongement, le bouchon est à l'extinction lorsque la couronne s'éclaire.

L'étude de ces structures au microscope électronique serait souhaitable et les *Caeculidae* offrent un matériel de choix car les poils spiniformes des pattes antérieures peuvent être parfaitement isolés et manipulés individuellement. Il ne faudrait pas, d'ailleurs se limiter à une étude statique, l'*étude de la formation du poil* serait certainement fort instructive. Il est possible de l'aborder *en utilisant des tritonymphes en pupaison*. L'examen des poils d'adultes en cours d'élaboration à l'abri de l'exuvie tritonymphale *a permis d'entrevoir les principales étapes.*

La couche externe isotrope est la première à se différencier. Elle apparaît sous son aspect définitif avec son ornementation. Les poils sont alors très fragiles et se détachent au moindre choc.

Puis il se constitue un anneau actinopilineux à la base du poil dans une région qui correspond semble-t-il à la couronne de la racine (Pl. 1, A). *L'actinopiline n'apparaîtrait donc pas simultanément dans toutes les régions de l'axe actinopilineux.* Ceci confirme l'observation que CRANDJEAN a faite sur un spécimen de prélarve de *Lordalycus peraltus* (1938 c, p. 60). Le phénomène est probablement général.

Nous avons ensuite observé des spécimens chez lesquels l'axe creux d'actinopiline était entièrement constitué (Pl. 1, B), mais à ce stade, les parois de l'axe sont minces, et *la cavité est ouverte à la base*. Cette cavité médullaire contient une substance semblable à celle qu'on remarque dans les poils complètement constitués, et on ne manque pas de noter la présence de traînées de cette substance sous le tégument. La macération dans l'acide lactique est une technique qui permet de suivre grossièrement l'apparition de l'actinopiline, mais qui n'a pas évidemment la finesse désirable pour l'observation d'autres phénomènes. Il se peut que l'acide lactique ait entraîné cette substance loin de son point d'origine, mais nous n'en sommes pas du tout convaincu, ne serait-ce qu'en raison de son volume comparé à celui de la cavité médullaire.

Le poil acquiert enfin un bouchon racinaire qui obture définitivement l'ouverture de la cavité médullaire. Ces deux étapes de la formation de la racine expliquent l'hétérogénéité que nous avions remarquée dans la masse d'actinopiline (Pl. 1, C et D, b a). Les photographies Pl. 1, A et B ont été prises alors que l'extinction n'était pas complète et permettait de distinguer la couche externe isotrope.

Cette structure fondamentale se retrouve dans les autres types de poils ordinaires et *il existe*,

Source : MNHN, Paris

entre ces derniers et les poils *S* chez un même animal *toute une série de formes de passage*. Nous avons retenu deux exemples :

– Chez *Allocaeculus catalanus*, la couche externe isotrope prend la forme d'une massue muriquée. Certains poils sont allongés subcylindriques et rappellent encore beaucoup les poils *S*, les parois de l'axe actinopilineux sont toutefois minces et la forme générale du poil n'est pas conique (fig. 8, C). D'autres, au contraire, montrent une tendance à la dilatation et au raccourcissement. Ce caractère étant très accentué sur les poils des alignements *d* et *e* de l'opisthosoma. L'axe actinopilineux suit la dilatation générale du poil, ses parois s'amincissent et la cavité médullaire devient en revanche volumineuse.

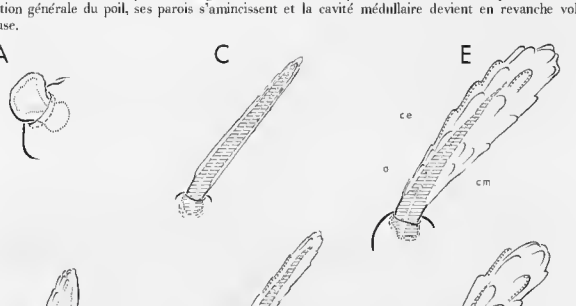


FIG. 9. – Poils trapus d'un *Caeculidae* sabulicole, *Microcaeculus franzi* Coineau 1968. A : Poil *d I* du génual; B : Poil *I'* du tibia; C-F : Série de poils de l'alignement *l'* du tarse I de *Procaeculus orchidicolis* (Mulaik et Allred 1934) montrant l'acquisition de type claviforme grâce à l'expansion de l'espace périphérique alors que l'axe actinopilineux s'amenuise. En comparant la figure 8, A avec la figure 9 E, on constatera que les deux poils en massue, dont l'aspect extérieur est assez semblable, offrent une morphologie interne différente, tout en ayant la même structure fondamentale.

Chez *Procaeculus*, on trouve aussi des poils de type *S* et des poils ordinaires dorsaux en massue, mais l'examen des termes de passage nous fait assister à un autre type de modification structurale (fig. 9). L'axe d'actinopiline s'amincit et s'effile. La cavité médullaire ne subsiste que dans la partie la plus importante.

Les poils ordinaires des pattes, de la face dorsale du corps et des épimères sont implantés sur une *verrue basale* qui correspond à une saillie de la cuticule. Ces verrues sont parfois très élevées. C'est ainsi que les poils de l'alignement *v'* du trochanter I de *Neocaeculus knoepfleri* Coineau et Enns 1970, sont perchés au bout d'une verrue plus longue qu'eux (fig. 92).

Chez certaines formes sabulicoles, les poils sont trapus et montrent une *tendance à l'enfouissement de leur pied*, qui est court, robuste et légèrement incliné vers la région distale de l'article qui les porte. On observera très bien ce caractère chez *Microcaeculus franzi* Y. Coineau (fig. 9, A et B).

Les poils de la région aggénitale sont minces, allongés, et le plus souvent lisses. On ne distingue pas de cavité médullaire, et ceux qui possèdent une ornementation montrent un mince espace périphérique.

L'amoindrissement est un *phénomène qui frappe certains poils* des pattes et du corps, et nous aurons l'occasion de l'envisager ultérieurement du point de vue de l'évolution. Leur morphologie quant

Source : MNHN, Paris

à elle est assez simple et peut correspondre dans les premiers stades à une simple réduction de taille. Mais le plus souvent, les poils amoindris ne présentent ni cavité périphérique, ni cavité médullaire. Ils offrent la forme d'un bâtonnet, poil *d* du génual (fig. 85 et 92 A), ou bien ils se trouvent réduits comme le poil *Po* de *Neocaeculus luxtoni* (fig. 10, B) à une racine que surmonte une brève pointe.

Les poils peuvent présenter un ultime stade régressif en devenant ***vestigiaux***. Un ***poil vestigial*** correspond généralement chez les *Caeculidae* à une minuscule fossette tégumentaire qui signale l'emplacement de l'implantation d'un poil qui existait vraisemblablement chez les ancêtres de l'animal considéré, et qui s'exprime encore de nos jours normalement chez les espèces voisines, comme c'est le cas pour le poil *Po* de la larve de *Microcaeculus hispanicus* (fig. 47, C) ; ou bien qui se trouve remplacé à la stase suivante par un poil normal comme cela arrive pour le poil vestigial des paraproctes de la protonymphe (fig. 55 *N I*, *N II*, *Ad 2*, *Ad 3*). Leur minuscule vestige a la valeur d'un poil, du point de vue de la chétotaxie. Une étude au stéréoscan serait vivement souhaitable. Nous avons cru apercevoir un minuscule mamelon central chez *C. echinipes*, il faudrait le vérifier.

Les poils ne sont pas essentiellement soumis à des phénomènes de réduction, *l'hypertrophie intervient également souvent*. Cette étude de la morphologie des poils a d'ailleurs débuté par l'analyse de la structure d'un poil hypertrophié de type spiniforme si caractéristique des pattes antérieures des *Caeculidae*.

Les poils *d* et *ld*, que porte la corne dorso-distale du tibia palpien (fig. 85 et 86 A d), sont particulièrement forts comme le montre la figure 8 D. Ce caractère est *surtout marqué pour le poil que l'on qualifie d'ongle palpien*. Il est arqué, son pied est massif, chez *Allocaeculus catalanus*, il est sillonné de côtes, et son extrémité se termine par une couronne de pointes mousses (fig. 8 E). Chez *Microcaeculus hispanicus*, cette extrémité apicale est hérissée d'un grand nombre de spinules (COINEAU, 1966, fig. 7 B).

On qualifie de tels poils de ***calcar***, mais il faudrait peut-être réserver ce terme à de gros ***poils incorporés***, c'est-à-dire soudés à la cuticule au niveau de leur racine ce qui ne semble pas être le cas de ces poils *d*.

L'hypertrophie des poils d *du tibia palpien est* un caractère qui *concerne plusieurs familles d'Acariens Prostigmates*. C'est la pièce maîtresse du « claw thumb complexe » des auteurs anglo-saxons.

Les poils latéraux antérieurs des tarses (*er*) sont généralement trapus et inclinés vers l'avant. Ils offrent un développement particulièrement remarquable chez *Neocaeculus brucki* (Berlèse) n. comb. Ils sont séparés, arrondis et élargis dorso-ventralement jusqu'à dépasser nettement la moitié du diamètre du tarse.

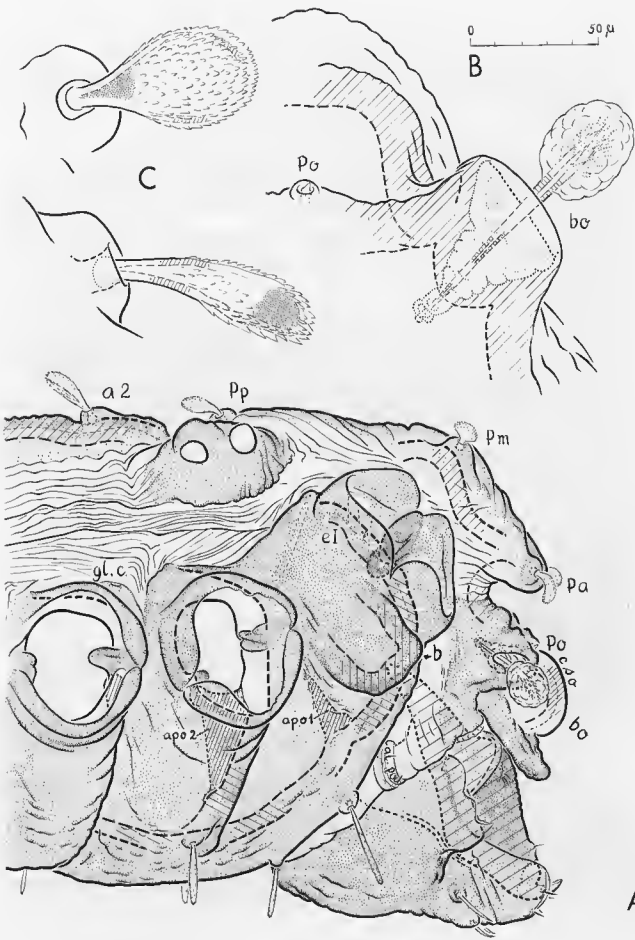
Il faut également inclure dans cette liste de poils hypertrophiés, les ***ongles des pattes*** qui ne sont d'autres que des poils modifiés. La figure 8 D, montre leur racine implantée dans le corps basilaire et sur la figure 8 C, on reconnaît l'axe actinopilineux et sa cavité médullaire ainsi que la couche externe isotrope ornementée et l'espace périphérique.

2) LES TRICHOBOTHRIES

Une trichobothrie est un ensemble constitué par un *poil qualifié de* bothridique qui est *implanté au fond d'une fossette* tégumentaire plus ou moins complexe *que l'on nomme bothridie*. Les *trichobothries* se rencontrent régulièrement sur la partie antérieure de l'aspidosoma (*ba*) et à la face dorsale

FIG. 10. — *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967. A : Profil de la région antérieure du corps d'une femelle, les pattes et le palpe ayant été supprimés. On remarquera :
- l'inclinaison de la région antérieure de l'aspidosoma au niveau des poils *Pm* ;
- le grand développement de la cornée supérieure du nasi *c s o* ;
- la forme de l'expansion verruciforme à l'intérieur de laquelle est creusée la bothridie ;
- l'amoindrissement du poil *Po* ;
- et à l'intérieur du corps, par transparence, la forme des deux premiers apodèmes *apo 1* et *apo 2* ; *gl e*, glande coxale du coxa III ; B : Trichobothrie *ba* que termine pelotte à surface bourrelée, et qui est implantée au fond d'une bothridie creusée dans une expansion verruciforme particulièrement développée. Le poil *Po* est réduit à un vestige acuminé ; C : Poil dorsal *a l* (d'après Y. COINEAU, 1967, fig. 6).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

des tarses III et IV (*bt*). Dans les genres *Caeculus*, *Pseudocaeculus* n. gen., *Procaeculus*, et *Andocaeculus* n. gen., les tarses I et II possèdent également une trichobothrie dorsale, mais chez celle-ci, la bothridie est beaucoup plus rudimentaire. Nous envisageons donc successivement ces *trois types principaux de trichobothries*.

a) LA TRICHOBOTHRIE *bo* DE L'ASPIDOSOMA

Les poils bothrioniques sont le plus souvent *minces et allongés*. Ils *s'épaississent graduellement vers leur extrémité* en une massue allongée, en raquette ou en spatule. Chez certaines espèces du genre *Neocaeculus* et notamment chez *N. luxtoui*, la couche isotrope externe constitue une grosse boule irrégulièrement bosselée (fig. 10, A et B).

Vers leur base, les poils bothrioniques *s'anniculseut fortement* jusqu'à leur racine qui présente généralement l'aspect d'une petite sphère placée au centre d'un épaississement chitineux annulaire (fig. 65 A). La forme générale du poil bothrionique, est par ailleurs adaptée à celle de la bothridie (fig. 67 E b).

L'ouverture de cette dernière se signale généralement par un léger relief comme chez *M. sabulicola* ou chez *Allocaeculus catalanus* par exemple (fig. 7 B). Chez *Neocaeculus* (fig. 10 A et B) et *Procaeculus* (fig. 11 et 12 A) elle est portée au contraire à l'extrémité d'un processus conique scléritisé, qui donne à la région antérieure de l'aspidosoma un aspect particulier caractéristique de charun de ces genres. Chez *Neocaeculus*, les bothridies s'avancent de chaque côté de l'œil du naso, et dans le genre *Procaeculus*, ce sont de véritables cornes qui s'élèvent dans la région antérieure du corps.

La cavité de la bothridie présente généralement des rides circulaires et longitudinales plus ou moins régulières. Elle est le plus souvent infundibuliforme. Chez *A. catalanus* (COINEAU, 1963, fig. 2 A), elle offre l'aspect simple d'une fleur de liseron. On y distingue, comme dans un entonnoir deux parties : *une cavité conique* largement ouverte que prolonge un *tube subcylindrique* (fig. 10 B). Ce dernier, qui est droit et relativement court dans la plupart des cas, est au contraire allongé et coudé chez *Andocaeculus bruudini* (Franz) n. gen. (fig. 67 E), ce qui rappelle la forme des organes pseudostigmatiques chez certains Oribates.

Dans le geure Procaeculus, *les bothridies présentent une curieuse formatiou annexe. Il s'agit d'une* ***vésicule*** qui est accolée à sa paroi. Cette vésicule communique avec la cavité bothridique par une ouverture vertirale en forme de hontonnière (fig. 12 B et C). On peut s'interroger sur la fonction d'un tel organe. Les trichohothries étant généralement consilérées comme des organes auditifs, on pourrait être tenté de rechercher une interprétation acoustique faisant intervenir des phénomènes de résonnance. *Il est toutefois plus probable qu'il faille considérer* cet organe *coume* un sac trachéen relativement court, *une* ***hraclytrachée***, comparable à celles qui furent étudiées par CRANDJEAN (1939 h, p. 115, fig. 3 A) chez *Eulohmannia ribagai* (Berl) (Oribate) (COINEAU, 1969, p. 56). L'emplacement de cette vésicule correspond à la zone de la surface de la hothridie à laquelle selon CRANDJEAN (1960, p. 252) serait limitée la capacité évolutive de donner naissanre à des organes respiratoires chez les *Phthiracaroïdes*. Il faut, à ce propos, faire remarquer que la bothridie de *Caeculus echinipes* a une paroi boursouflée dans cette région.

b) LA TRICHOBOTHRIE *bt* DES TARSES III ET IV

Elle existe régulièrement aux tarses III et IV de toutes les espèces actuellement connues *à toutes les stases actives* soit à la P III dès la larve, et à partir de la protonymphe pour la P IV. La bothridie est toujours bien différenciée et le poil s'avance et s'incline au-dessus de la griffe. Il est le plus souvent mince et se termine en pointe. La bothridie, dont la forme rappelle un peu le profil d'un verre à pied, est plus ou moins inclinée vers l'extrémité de l'article. Chez *Procaeculus willmanui* (fig. 99 B, D) elle l'est à peine, alors que chez *Allocaeculus catalanus* (fig. 8, C) et *Caeculus echinipes*, elle est précédée par une dépression distale qui dégage son ouverture, la bothridie étant séparée de cette dépression par un pli très saillant qui dessine hien son rebord normal.

Source : MNHN, Paris

c) LA TRICHOBOTHRIE DES TARSES I ET II

Elle existe seulement dans les genres Caeculus, Procaeculus et *Andocaeculus* n. gen.

Elle est moins bien différenciée qu'aux deux dernières paires de pattes, le poil bothridique étant généralement plus court comme on peut en juger en comparant les détails du profil du tarse I et III chez *Procaeculus willmanni* (fig. 97 D et 98 B). *La bothridie* correspond quant à elle, à une *simple fossette peu profonde.*

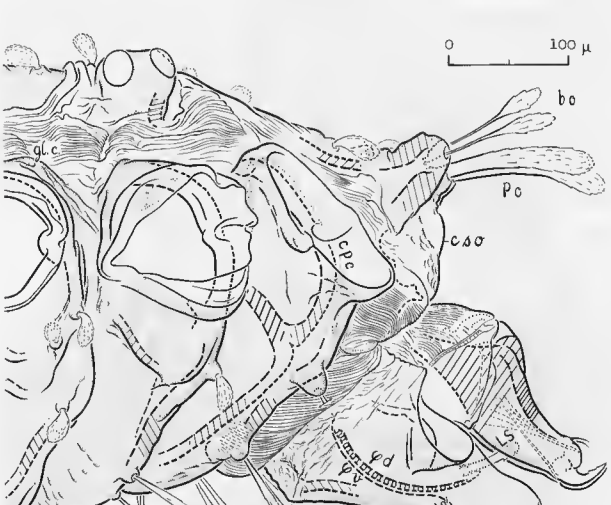


FIG. 11. — *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933, femelle, vue latérale de la partie antérieure du corps, les palpes et les pattes ayant été supprimés. On notera l'effacement du naso, le grand développement des gaines chélicériennes et des poils *Po*. On remarquera l'expansion cératiforme à l'extrémité de laquelle s'ouvrent les bothridies *bo* de l'aspidosoma. Par transparence on aperçoit le pharynx et le labre; *cpc*, canal podocéphalique; *rso*, cornée supérieure du naso; *gl c*, glande coxale du coxa III; *LS*, lèvre supérieure, labre; φd, profil dorsal du pharynx; φl, profil ventral du pharynx (d'après Y. COINEAU, 1969, fig. 3).

Source : MNHN, Paris

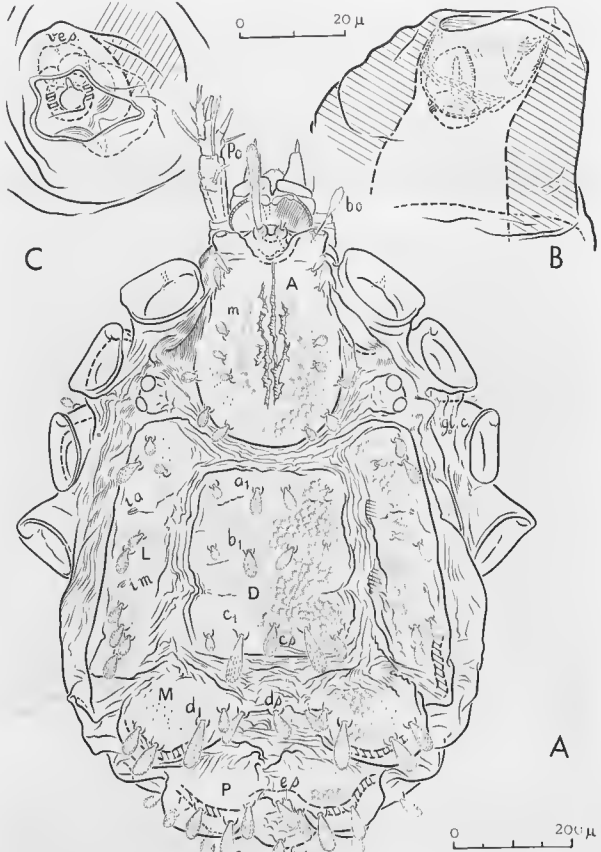


FIG. 12. — *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933 (femelle). A : Vue dorsale, on notera la morphologie de la région antérieure de l'aspidosoma, marquée par la réduction du sclérite A, et par l'exubérance des poils de la région antérieure de l'aspidosoma ; *Po* et *bo*. Les péritrèmes sont largement découverts ; B : Expansion bothridique céréiforme gauche en vue légèrement antiaxiale, la trichobothrie ayant été arrachée afin de montrer l'ouverture de la *vésicule ves* ; C : La même vue selon l'axe du poil bothridique (d'après Y. Consiglio, 1969, fig. 1).

Source : MNHN, Paris

3) LES EUPATHIDIES

Le terme d'***eupathidie*** (εὐ-παθής, sensible) a été créé par GRANDJEAN (1943 d, p. 41) pour désigner des poils vraisemblablement très sensibles et qui jouent un rôle sensitif particulier, mais inconnu. Cet auteur avait utilisé deux dénominations suivant qu'ils étaient lisses, ***acanthoïdes*** (1935, p. 7 et 29) ou non, ***pseudacanthoïdes*** (1936 a, p. 399). En fait, comme il l'a fait remarquer (1943 d, p. 40-41) « il s'agit d'une même sorte d'organes toujours différenciés des poils voisins, mais d'une manière qui peut varier d'un genre d'Acarien à l'autre ».

On les rencontre sur les appendices ; la larve possède des eupathidies aux tarses, d'autres apparaissent au cours du développement sur la plupart des articles et elles correspondent alors toujours à la différenciation d'un poil existant. Les eupathidies sont toujours *canaliculées*, leur *racine* est largement *ouverte* et le canal axial se poursuit jusqu'à la pointe sans perforation apparente. Chez les *Caeculidae*, on les reconnaît très aisément parmi les autres poils. Elles sont baculiformes et lisses, et offrent le plus souvent l'aspect d'une minuscule baguette de tambour (fig. 90, D et 93). Chez *Procaeculus*, elles ont une allure particulière : elles sont longuement effilées et légèrement arquées. Elles sont implantées comme les poils ordinaires sur des tubercules basaux, ceux-ci pouvant être particulièrement élevés comme chez *Neocaeculus knoepffleri* (fig. 92 A, patte I) ou *N. lamorali* n. sp. (fig. 84 D). Ce qui permet de les différencier d'un poil ordinaire baculiforme et lisse, c'est leur racine ouverte, mais comme nous le verrons, c'est une observation qui est parfois très difficile. Leur longueur est souvent en accord avec celle des poils dorsaux des pattes. Chez *N. knoepffleri*, elles sont courtes, alors qu'elles sont particulièrement longues chez *Allocaeculus pilosus* Lawrence 1939.

Les *poils génitaux* sont également des poils canaliculés longs et lisses chez le mâle qu'on peut considérer comme des eupathidies.

4) LES PHANÈRES ENFOUIS

Bien que l'expression de phanères cachés soit en elle-même une contradiction, nous utiliserons cette appellation pour regrouper dans ce chapitre des organes enfouis dans le tégument qui sont, soit des poils véritables, quoique amoindris, soit des formations qui leur ressemblent beaucoup, mais qui n'en sont pas : les *solénidions*.

Lors de son étude sur *Microcaeculus liguricus*, GRANDJEAN (1944 d) attira l'attention sur l'*aptitude particulière à l'enfouissement de ces petits organes* qui se manifeste chez cette espèce. Cette remarque est valable pour tous les représentants actuellement connus de la famille des *Caeculidae*.

a) LES POILS VESTICIAUX CACHÉS

Ils correspondent d'une part au *famulus* et au *poil k''*, et d'autre part aux *épines supracoxales*.

• ***Le famulus*** est *un poil* qui est implanté chez les Acariens dans la *région dorsale du tarse I et parfois du tarse II* où il se singularise généralement par sa forme. Il se signale le plus souvent chez les *Caeculidae* par un *minuscule puits*, creusé dans le tégument au fond duquel on distingue une *racine vestigiale acuminée*. Il est généralement situé sur le tiers antérieur du tarse, non loin du solénidion. En fait cette position relative dépend des espèces considérées. Il est relativement en avant chez *N. knoepffleri* Coineau 1969, alors qu'il se trouve dans le tiers proximal chez *M. franzi* Coineau 1968. Ces différences de positions relatives dépendent de l'importance de l'évolution régressive. Le famulus

Source : MNHN, Paris

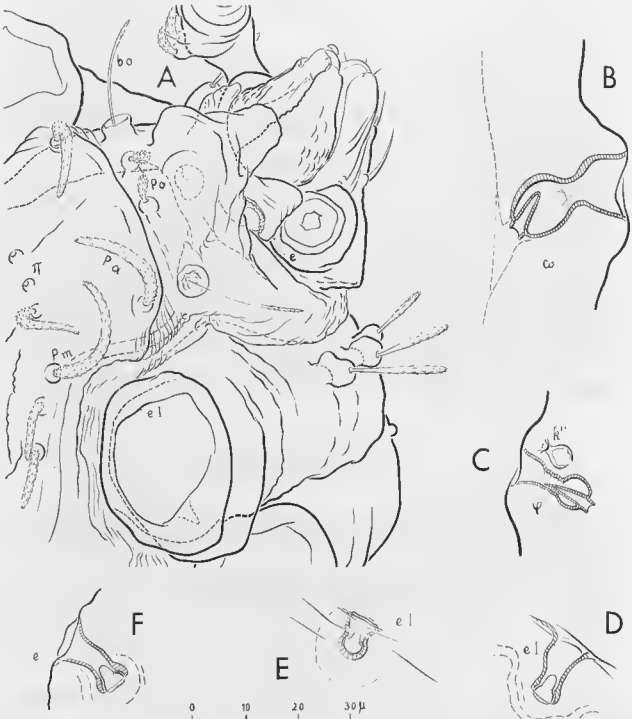


Fig. 13. — Poils et solénidions cachés d'*Alloroculus catalanus* Franz 1951. A : Vue latérodorsale du propodosoma antérieur permettant de situer les poils supraoculaux; B : Coupe optique du solénidion ω et de sa double loge; C : Vue du groupe distal du tibia dans l'orientation dorsale de cet article; D : Poil supracoxal *e l* vu par la face interne de la coxa 1; E : Vue du même poil *e l* montrant l'ouverture, pivotée en lumière, de sa loge; F : Poil supraoculaux *e* (d'après Y. Coineau, 1964, fig. 1).

Source : MNHN, Paris

apparaît dès la larve et le groupe de phanères larvaires est plus ou moins repoussé vers l'avant au cours de l'ontogenèse par les poils post-larvaires dont le nombre a tendance à diminuer au cours de l'évolution comme nous le verrons ultérieurement.

Il peut occuper une position dorsale comme chez *Allocaeculus catalanus*, antilatérodorsale comme chez *Neocaeculus luxtaui* (fig. 93 A, E) ou franchement latérale comme le montre *N. kuoepfleri* (fig. 92 C, E). *Les positions relatives du famulus et du solénidion ont une constance suffisante au sein d'une même espèce* pour fournir de *bons critères* en systématique.

• ***Le poil k''*** *est très semblable au* famulus (fig. 13 C). On le trouve régulièrement dans la *région distale du tibia* en position antilatérodorsale tout près du solénidion φ. C'est généralement un poil amoindri, réduit à sa racine et enfoui dans une poche tégumentaire. Celle-ci est rétrécie près de son ouverture qui se manifeste en surface par la présence d'un minuscule puits.

Dans le genre Procaeculus, et notamment chez *P. willmanni* (fig. 98, B) le famulus et le poil k'' de la patte I sont beaucoup *moins amoindris* et leur mode d'implantation est presque normal. Le poil *k'' I* a sa base enfoncée dans le tégument, mais le famulus ε I offre l'aspect extérieur d'une eupathidie qui serait légèrement plus courte que les autres. À la patte II, il n'y a pas de poil *k''* et le famulus, quoique légèrement saillant, cache sa base dans le tégument.

• ***Les poils supracoxaux*** ont à peu de choses près le *même aspect* que le famulus ou que les poils *k''*. Leur *poche* est toutefois légèrement différente, son *ouverture est plus large*, mais *pincée* au fond du pli supracoxal. On les rencontre régulièrement chez les *Caeculidae* avec les coordonnées que GRANDJEAN a notées chez *Microcaeculus liguricus*. On les trouve en position paralatérodorsale dans le pli supracoxal du palpe, *e* (= *el cp*), et de la P I, *e I*. Nous les avons figurés (COINEAU, 1964, fig. 1) chez *Allocaeculus catalanus* Franz 1954, nous reprenons cette même figure (fig. 13 A, F, E, D) qui montre une disposition générale au sein de la famille.

b) LES SOLÉNIDIONS CACHÉS

GRANDJEAN (1935, p. 8) a désigné par le nom de *solénidions* (σωληνίδιον, petit tuyau) *« des tubes chitineux à parois minces, fermés à leur extrémité distale, et ouverts à l'autre*, implantés sur les pattes ou le palpe à la manière des poils et confondus généralement avec ces derniers ». *Chez les Acariens actinopilineux, on les distingue car ils ne sont pas constitués par de l'actinopiline, et restent éteints entre nicols croisés.* Ils sont le plus souvent baciliformes, mais ils peuvent être claviformes ou au contraire piliformes voire longuement effilés. La paroi des gros solénidions de *Steyaaacarus magnus*, montre une porosité qui rappelle la structure poreuse de la cuticule (GRANDJEAN 1935, p. 8) et que l'on ne retrouve pas chez les poils. La racine d'un solénidion est toujours très courte et largement ouverte. Leur paroi interne est comme parcourue par une arête hélicoïdale à faible pas.

Chez les Caeculidae, les solénidions sont très petits leur paroi est mince et lisse. Ils sont au fond d'une cavité tégumentaire plus ou moins complexe où ils apparaissent comme un minuscule doigt de gant. Ils sont courts et très largement ouverts à leur base.

Les *variations morphologiques* que l'on peut noter à leur propos *concernent plutôt la forme de la cavité* ; celle-ci reste toutefois commune dans ses grandes lignes, aux différents solénidions d'une même espèce. Elle peut être simple comme au palpe de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1958 (COINEAU, 1969, fig. 3, C D). Au tarse de cette espèce, la légère dépression dans laquelle s'ouvre la loge du solénidion ω du tarse (COINEAU, 1969, fig. 4, B et C) annonce déjà le vestibule qui est largement creusé chez *Neocaeculus luxtoui* (fig. 93 C) et approfondi et séparé par un étranglement chez *Allocaeculus rutalunus* (fig. 13 B et C).

GRANDJEAN a proposé d'appeler les solénidions des génuaux ω, φ ceux des tibias et, ω ceux des tarses (1935, p. 16) et de les distinguer par un indice en chiffre arabe s'il y en a plusieurs sur le même article. *Chez les Caeculidae, la solénidiotaxie est pauvre et définitive*, aux trois premiers paires de

Source : MNHN, Paris

pattes, et au tarse palpien *dès la larve*. Nous donnons dès maintenant quelques indications à son sujet car nous n'aurons pas de raison d'y revenir ultérieurement.

Il y a au plus un solénidion par article. Le solénidion ω existe au tarse palpien et à celui des deux premières paires de pattes. Le solénidion φ se rencontre régulièrement dans la région distale du tibia des trois premières paires de pattes et en position latéro-dorsale seconde. Chez les espèces australiennes et sud-africaines du genre *Neocaeculus*, il existe au tibia IV. Chez *N. luxtoni*, Coineau 1967, nous avons noté son apparition sur cette dernière patte, dès la protonymphe (fig. 89 E).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE DU CORPS

I – ARCHITECTURE GÉNÉRALE DU CORPS

Cette étude concerne uniquement les adultes, les prélarves faisant l'objet de descriptions spéciales, et les nymphes ne présentant pas de particularités morphologiques en dehors de celles que nous signalons à l'occasion de l'étude du développement. Sur le profil schématique (fig. 6), nous avons fait apparaître les entités primitives du corps. Sans oublier tous les bouleversements, dont son architecture fut l'objet, nous nous proposons d'analyser les principaux traits de sa structure et d'en donner une description pratique en considérant successivement dans leur ensemble, les régions dorsales et ventrales.

A – LA FACE DORSALE DU CORPS (fig. 14)

Elle est *constituée par l'aspidosoma et par une partie de la face dorsale de l'opisthosoma*, les segments postérieurs ayant basculé ventralement à partir du segment *H*. Ces deux régions sont *séparées par un sillon transversal* très net dont on perd la trace de chaque côté, en arrière des yeux latéraux, c'est *le sillon* ***das***.

1) LA RÉGION DORSALE POSTÉRIEURE

La région dorsale postérieure présente une morphologie *assez uniforme dans toute la famille*. Les dissemblances que l'on note d'un genre à l'autre sont des *différences de degré*, et non des modifications structurales profondes, les sclérites postérieures pouvant être plus ou moins étendus et coalescents.

On reconnaît *7 sclérites* séparés par des dépressions tégumentaires plissées (fig. 14 et 15).

– Le *bouclier centrodorsal D* qui porte les poils des territoires *a 1*, *b 1*, *c 1* ;

– Les *sclérites L* qui s'étendent de chaque côté du précédent et sur lesquels sont implantés les poils *a 2*, *b 2*, *c 2*, et où l'on reconnaît les *lyrifissures ia* et *im*. Ces deux ensembles correspondent à l'union longitudinale de sclérites élémentaires que l'on peut reconnaître chez certaines formes immatures et qui appartiennent probablement à trois segments primitifs ;

– La paire de *sclérites moyens M* avec leurs poils *d 1* et *d 2* ;

– La paire de *sclérites postérieurs P* pourvus des poils *e 1* et *e 2*.

Source : MNHN, Paris

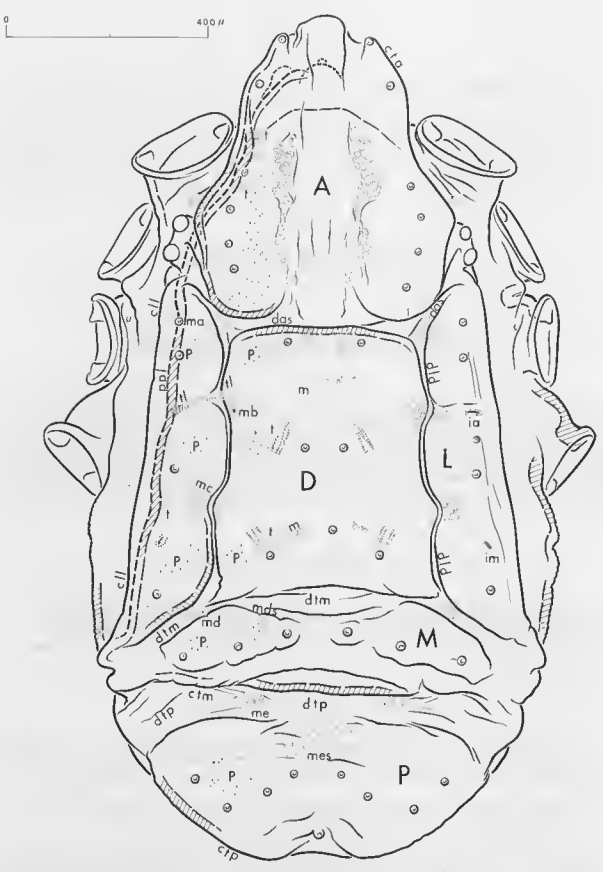


FIG. 14. — Face dorsale de *Caeculus echinipes* femelle. Représentation semi-schématique des principales structures des parois du corps. Afin d'éviter de surcharger la figure, les poils ont été omis, leur verrue basale permettant toutefois de les situer. A : Sclérite dorsal de l'aspidosoma; D : Sclérite centrodorsal de l'opisthosoma; L : Sclérite latéral; M : Sclérite moyen; P : Sclérite postérieur; *cll*, carène longitudinale latérale; *cta*, carène transversale antérieure; *ctm*, carène transversale moyenne; *ctp*, carène transversale postérieure; *das*, sillon *das*; *dld*, dépression longitudinale dorsale; *dtm*, dépression transversale moyenne; *dtp*, dépression transversale postérieure; *ia*, *im*, kystoïdes; *m*, attaches musculaires (= Sigilles); *mb*, *md*, *me*, *md*, *mds*, *mes*, attaches musculaires situées légèrement en avant des poils des différents alignements, *mds* et *mes* étant dans la région sagittale; *P*, pores; *Ppl*, pli pleural longitudinal; *t*, attaches tendineuses; *tl*, tronçons latéraux de l'opisthosoma.

Source : MNHN, Paris

Les sclérites de ces deux dernières paires, qui sont nettement individualisés dans les genres *Caeculus* (fig. 53) et *Procaeculus* (fig. 12) par exemple, *peuvent s'unir transversalement* dans la région sagittale. *Neocaeculus knoepffleri*, par exemple, présente un *sclérite impair P* (fig. 15 A). L'arrière du corps des espèces du genre *Pseudocaeculus* n. gen. (fig. 80, *P. americanus*) montre deux carènes transversales qui soulignent l'union des sclérites *M* et *P* entre éléments d'une même paire. Chez *Microcaeculus hispanicus* Franz 1932 (COINEAU 1966, fig. 4 A), on franchit un degré supplémentaire, *la sclérotisation* ayant rattaché les sclérites *M* à l'extrémité postérieure de *D* et (*L*) (fig. 59).

Ce processus *atteint son paroxisme chez* deux espèces des déserts du sud de l'Afrique pour lesquelles nous créons le nouveau genre *Sclerocaeculus* n. gen., PIFFL donne d'excellentes figures des faces dorsales et ventrales de *Sclerocaeculus namibensis* (Piffl) 1965 (fig. 1 et 2). Le tégument souple a disparu de la face dorsale qui se trouve occupée par une *véritable carapace ridée cannelée*. L'aspidosoma lui-même est associé aux sclérites dorsaux de l'opisthosoma *D* (*L*) et (*M*), et constitue ce « large dorsal scute » sur lequel R. F. LAWRENCE attirait l'attention dans la description de *S. deserticolus*, n. comb. (Lawrence) 1939 (p. 537). La bordure postérieure des sclérites *M* dessine une carène transversale très saillante, comme l'arête d'une marche, au-dessus du replat postérieur du sclérite impair. La contremarche de ce degré qui est habituellement souple, est elle-même sclérotisée. Il en est également ainsi pour les espaces qui séparent les plis dans la région pleurale.

Quoiqu'il en soit, même chez des formes aussi originales, *on retrouve toujours la même structure fondamentale* avec ses sillons, ses carènes, ses dépressions et ses impressions musculaires ou sigilles. Les sclérites en relief sont bordés par des ***carènes*** et réunis entre eux par des ***dépressions tégumentaires***, à cuticule souple et ridée, que la sclérotisation peut réduire à l'état de simples sillons. Le sclérite *D* est délimité en avant par le sillon *das* et en arrière par la dépression transverse moyenne *dtm* qui se prolonge obliquement en contournant le bord postérieur des sclérites *L*. Il est séparé de ces derniers, de chaque côté, par une dépression longitudinale dorsale *dld*. Une ***dépression transverse postérieure*** *dtp* s'étend par ailleurs entre les sclérites *M* et *P*. Enfin, une ***dépression sagittale postérieure*** *dsp* peut séparer les éléments de chacune de ces deux paires de sclérites. Elle peut être bien définie comme c'est le cas chez *N. knoepffleri* entre les sclérites *M* (fig. 15), mais, bien qu'elle se devine toujours, elle est généralement plus ou moins effacée par le développement d'un pont sclérotisé, lié le plus souvent à la présence de poils sagittaux impairs.

– *Le pourtour des sclérites constitue des* carènes *plus ou moins accusées*. Certaines d'entr'elles existent régulièrement dans la plupart des espèces :

– La ***carène latérale longitudinale*** *cll* qui constitue le bord antiaxial du sclérite *L*.
– La ***carène transversale moyenne*** *ctm* qui constitue la limite postérieure des sclérites *M*.
– La ***carène transversale postérieure*** *ctp* qui borde les sclérites *P*.

Ces deux dernières peuvent être interrompues par la dépression sagittale postérieure.

= Certaines ***impressions musculaires*** ou ***sigilles*** appartiennent également à l'architecture générale des *Caeculidae*. Elles se signalent par une *zone déprimée à fossettes arrondies ou polygonales mélanisées*. Les plus remarquables se situent le long du bord paraxial des sclérites *L*, qui se trouvent largement échancrés à leur niveau. On distingue d'avant en arrière :

– le groupe *ma* près de l'angle antérieur du sclérite *D* ;
– *mb* au niveau de la lyrifissure *ia* ;
– *mc* près de la lyrifissure *im* ;
– *md* dans l'angle sclérite *D* en avant des poils d2.

Dans la dépression *dtp*, entre les sclérites *M* et *P* on note la présence d'une autre plage d'impressions musculaires *me*. Dans la région sagittale, en position antérieure et paraxiale par rapport aux sclérites *M* et *P*, on reconnaît deux groupes d'impressions musculaires que nous appelons respectivement *mds* et *mes*.

= La coloration au Noir Chlorazol fait apparaître diverses ***attaches tendineuses*** sous la surface même du sclérite *D* ; au bord des sclérites et dans le fond des grands plis tégumentaires. L'*une des*

Source : MNHN, Paris

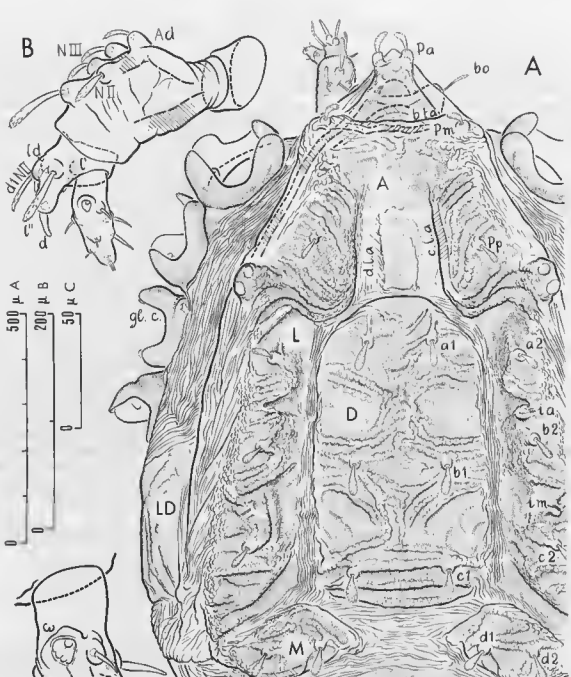


FIG. 13. – *Neocaeculus knoepfleri* Coineau et Enns 1969, femelle. A : Vue dorsale du corps ; B : Palpe gauche, face seconde ; C : Détail du palpe gauche avec la même orientation. Chez cette espèce, le développement de la sclérotisation a conduit à la formation d'un sclérite postérieur *P* impair et à l'apparition de sclérites latéraux par la paroi habituellement souple et ridée des côtés de l'aspidosoma. *L D* est voisin dorsalement. Le relief de l'aspidosoma est particulièrement accusé : *b t a*, bourrelet transversal antérieur que l'on retrouve chez *Allocaeculus* ; *d l a* dépression longitudinale de l'aspidosoma (insertions musculaires) ; *c l a*, carène longitudinale de l'aspidosoma particulièrement marquée dans ce genre (d'après COINEAU et ENNS, 1969, fig. 1).

Source : MNHN, Paris

plus constantes et des plus remarquables, *tl*, se situe dans le pli pleural longitudinal *ppl* au niveau de la lyrifissure *ia*.

2) LA RÉGION DORSALE ANTÉRIEURE

Elle correspond à l'aspidosoma que l'on peut subdiviser en *deux régions, l'une dorsale* plus ou moins *tabulaire*, *l'autre antérieure, frontale*, fortement inclinée et que termine le naso. Ces deux parties de l'aspidosoma sont habituellement *séparées par la carène transversale antérieure cta*, qui contourne par l'avant les implantations des poils *Pa* et *Pm*.

= Dans les genres *Caeculus*, *Pseudocaeculus* n. gen., *Andocaeculus* n. gen., *Microcaeculus*, *Calocaeculus* n. gen., elle constitue une véritable *visière* qui s'avance au-dessus du naso.

= Les espèces du genre *Procaeculus* ont au contraire le *front fuyant* (fig. 11 et 12) et l'on discerne tout au plus un pli entre les poils *Pa* et les cornes des *trichobothries bo*.

= *Allocaeculus*, *Neocaeculus Sclerocaeculus* n. gen., montrent un autre type morphologique. Au niveau des poils *Pm*, l'aspidosoma s'infléchit brusquement vers le bas. Il constitue ainsi un *bourrelet transversal bta* qui peut être à peine marqué comme chez *Allocaeculus catalanus* Franz 1954 (COINEAU 1963, fig. 2 A), ou bien au contraire, très accusé comme chez *Neocaeculus knoepffleri* (fig. 16 A et B). Le méplat situé entre ce relief transversal et la *carène frontale* peut être plus ou moins étendu. Il est le plus souvent court et la carène frontale prend elle-même l'aspect d'un simple bourrelet antérieur (*Allocaeculus catalanus* Fr., fig. 7), *Neocaeculus bornemisszai* (Coineau-Enns 1969, fig. 17), *N. Luxtoni* Coineau (fig. 10). *Le naso et les chélicères sont alors découverts en vue dorsale.* Le méplat antérieur peut toutefois exceptionnellement s'étendre en avant et cacher le naso comme le montrent les vues dorsales (fig. 14) et latérales (fig. 16) de *N. knoepffleri*.

La *région dorsale de l'aspidosoma* est constituée par un sclérite qui peut être simple et elliptique comme chez *Procaeculus* (fig. 12 A et 75) ou présenter des carènes et des dépressions bien marquées. Les *sclérites oculaires* verruciformes qui portent les *2 paires d'yeux latéraux* appartiennent également à la région dorsale de l'aspidosoma. Ils peuvent être à l'écart et légèrement isolés par du tégument souple plissé comme chez *Procaeculus* (*P. willmanni*, fig. 11 et 12 A) ou plus ou moins absorbés dans une cuirasse dorsale par la sclérotisation (*Microcaeculus hispanicus* Fr., fig. 59 A).

Les accidents morphologiques les plus constants et les plus remarquables de cette région sont sans conteste les deux ***dépressions longitudinales de l'aspidosoma*** *dla* au fond desquelles le groupe le plus important d'*empreintes musculaires* dessine une plage *crescentiforme* plus ou moins étirée. Ce relief, qui est très discret dans le genre *Procaeculus*, est au contraire très accusé chez *Allocaeculus* et *Neocaeculus*. Dans ce dernier genre, le bord antiaxial des dépressions *dla* constitue une carène longitudinale *cla* (fig. 15 A).

B – LA FACE VENTRALE DU CORPS (fig. 17)

On y reconnaît trois régions qui correspondent d'avant en arrière aux faces ventrales :

– du gnathosoma ;
– du podosoma ;
– de l'opisthosoma.

Le gnathosoma fera l'objet d'une étude particulière au cours du chapitre consacré à cette partie complexe et confuse qui est la région antérieure du corps.

Source : MNHN, Paris

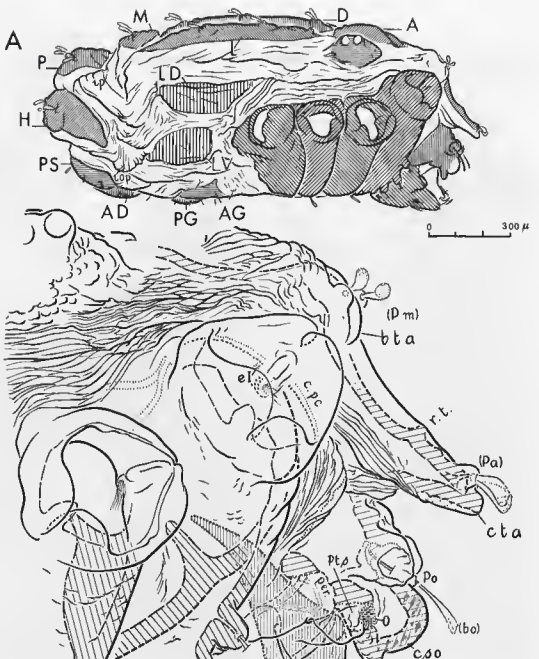


FIG. 16. — *Neocaeculus knoepfleri* Coineau et Enns 1969, femelle; A : Vue latérale du corps avec une représentation semi-schématique des sclérites. En plus des sclérites habituels dans les autres genres, on note la scléritisation qui intervient au niveau des poils *h* (sclérite *H*) et sur les parois latérales de l'opisthosoma *LD* et *LV* (barbures verticales). Ont été figurés également les sclérites : pseudanaux *PS*, adanaux *AD* (paraproctes), progénitaux *PG* (volets génitaux), aggénitaux *AG*; B : Vue latérale de la région antérieure du corps. La partie antérieure de l'aspidosoma s'infléchit brusquement vers le bas au niveau du hourrelet transverse antérieur *b t a* et s'avance en visière au-dessus du naso *na* et des chélicères. La cornée supérieure *c s o* du naso est particulièrement développée et la structure du naso et de son œil inférieur *o* se lit particulièrement bien. On remarquera que le poil *Po* est amoindri et que les bothridies s'ouvrent au sommet de verrues particulièrement saillantes; *b t a*, hourrelet transversal antérieur *c h* poil du corps chélicérien; *c p c*, canal podocéphalique; *c t a* carène transversale antérieure; *el*, épine supracoxale du coxa 1; *na*, naso; *o*, œil inféré du naso; *Per*, péritrèmes; *Pu*, puits tégumentaire; *ri*, ride transversale.

Source : MNHN, Paris

1) FACE VENTRALE DE L'OPISTHOSOMA

Elle est *surtout constituée par du tégument souple fortement plissé*, semblable à celui qui la prolonge dans la région sternale du podosoma en séparant les boucliers coxisternaux de la région épimérique. *La définition d'une limite entre l'opisthosoma et le podosoma* est d'ailleurs *très délicate* à établir au niveau de cette région sternale plissée, relativement homogène. Nous avons figuré le détail des plis de la région ventrale chez plusieurs espèces de *Caeculidae*.

- *Allocaeculus catalanus* Franz 1954 (COINEAU 1963, fig. 7);
- *Microcaeculus hispanicus* (fig. 59 B);
- *M. franzi* Coineau (COINEAU 1968, p. 140, fig. 2);
- *M. sabulicola* Franz (COINEAU 1969, p. 211);
- *Procaeculus bryani* Jacot 1936 (COINEAU 1967, p. 714, fig. 2);
- *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967 (fig. 61 B);
- *N. knoepffleri* et *N. bornemisszai* Coineau et Enns 1969 (p. 684, fig. 3 A et p. 693, fig. 7 A).

La figure 56 montre enfin les rides tégumentaires ventrales de *Caeculus echinipes*. Cette recherche du détail qui peut, au premier abord, paraître superflue, est en fait très révélatrice, car dans tous les cas énumérés, ci-dessus, les *rides* semblent se grouper dans cette région *en trois ensembles* :

— *2 faisceaux longitudinaux et symétriques* constituant une frange paraxiale par rapport aux boucliers épimériques;

— *un faisceau transverse* englobant en avant les poils *ag1*. La ride la plus antérieure de ce faisceau transverse représente sans doute la limite antérieure ventrale de l'opisthosoma *l. a. op.*

Tous les poils qui sont implantés sur le tégument souple et ridé n'appartiennent pas forcément à l'opisthosoma. Chez *Procaeculus bryani* et *P. willmanni*, la sclérotisation épimérique est beaucoup moins étendue dans la région paraxiale, et certains poils épimériques se trouvent de ce fait isolés sur le tégument plissé. C'est le cas de celui que nous avons noté *x* chez ces deux espèces (COINEAU 1967, fig. 2 A, et 1969, fig. 2 A). Le poil qui est légèrement en arrière de *x* et en position paraxiale par rapport à lui, doit être rattaché, au contraire à notre sens, à l'opisthosoma.

On distingue à la face ventrale de l'opisthosoma deux ouvertures longitudinales situées l'une derrière l'autre sur la ligne ventro-sagittale :

— la plus antérieure est ***l'ouverture progénitale***;

— la postérieure étant ***l'ouverture anale***.

Elles sont bordées par deux sclérites crescentiformes qui s'affrontent dans le plan sagittal et qui sont respectivement les ***lèvres progénitales*** et les ***paraproctes***.

De part et d'autre de l'ouverture progénitale, s'étend la ***région aggénitale*** qui s'avance en coin, comme nous l'avons fait remarquer, dans le podosoma. Au voisinage des lèvres progénitales, au niveau de leur moitié antérieure, on remarque toujours une zone où le tégument est presque lisse. L'absence de rides est le plus souvent accompagnée d'une sclérotisation, et il se constitue un *sclérite aggénital A G* plus ou moins étendu, et plus ou moins bien défini. ENNS W. R. 1959, a fait remarquer pour la première fois, au cours de la description de *Caeculus cremnicolus* Enns 1959, que le *sclérite aggénital* était beaucoup *plus développé chez le mâle* que chez la femelle. Nous avons retrouvé ce *caractère sexuel secondaire* chez *Allocaeculus catalanus* Franz (COINEAU 1963, p. 208-209) et par la suite, nous avons constaté que cette différence de sclérotisation relative était commune à la plupart des espèces de la famille.

Les *lèvres progénitales* en se rejoignant dans le plan sagittal, *ferment une cavité impaire*, la ***chambre progénitale*** qui contient les ***papilles*** et l'extrémité externe des organes génitaux. Les papilles génitales sont au nombre de trois chez l'adulte, et disposées sur un sclérite crescentiforme différencié dans les parois latérales de la chambre progénitale. L'***ouverture génitale*** se trouve à l'extrémité d'un

Source : MNHN, Paris

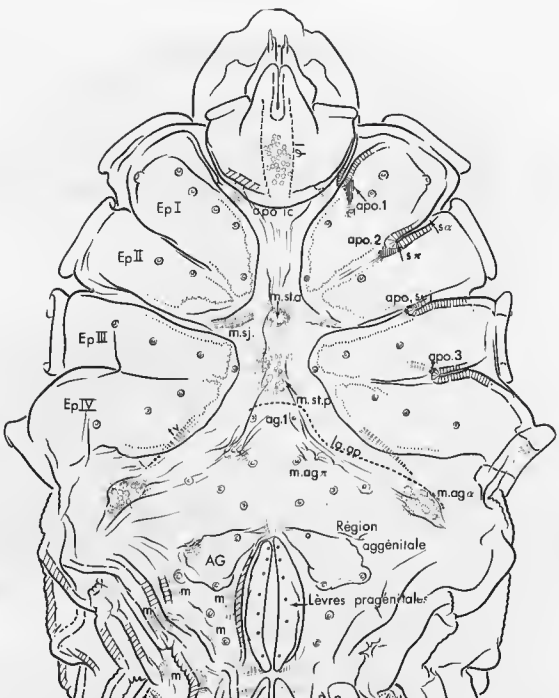


FIG. 17. — Face ventrale de *Caeculus echinipes* femelle. Représentation semi-schématique des principales structures des parois du corps. On remarquera les apodèmes du podosoma vus en raccourci. Ils portent des tendons à leur extrémité. L'alignement festonné de points marque, sur les boucliers coxaux, le bord interne de la marge qui s'élève autour des empreintes musculaires, la *bordure épimérique*. Les petits cercles irréguliers de points correspondent aux empreintes musculaires lorsqu'elles sont vues de face; *A D* sclérite adanal; *ag 1*, poil aggénital antérieur, *apo 1*, *apo 2*, *apo 3*, différents apodèmes; *apo ic*, apodème infracapitulaire; *apo sej*, apodème séjugal; *Ep I*, *Ep II*, *Ep III*, *Ep IV*, les différents épimères; *ih*, lyrifissure; *l. a. op.*, limite antérieure ventrale de l'opisthosoma; *m*, attaches musculaires; *m. ag α*, empreintes musculaires aggénitales antiaxiales; *m. ag π*, empreintes musculaires aggénitales paraxiales; *m. st. a.*, attaches musculaires sternales antérieures; *m. sj.*, attaches musculaires séjugales; *m. st. p.*, attaches musculaires sternales postérieures; *PS*, sclérite pseudanal; *tn*, tendon ventral; *φl*, bords latéraux du pharynx.

Source : MNHN, Paris

ovipositeur court et relativement simple chez la femelle et au milieu des formations complexes du pénis chez le mâle. PIFFL a décrit l'ovipositeur de la femelle de *Sclerocaeculus namibensis* (Piffl) 1963. Nous avons fait une étude détaillée du pénis que nous préférons réserver à un mémoire ultérieur, afin d'élargir les comparaisons avec du matériel que nous comptons nous procurer.

De chaque côté des paraproctes, au niveau des poils pseudanaux *Ps*, on remarque également l'existence d'un *sclérite PS*, dont le bord antiaxial arqué, constitue un relief toujours très accusé.

La région postérieure ventrale de l'opisthosoma, est particulièrement tourmentée et *marquée de plis* souvent très importants, au fond desquels on note des insertions musculaires (fig. 17 m). Ces plis *fonctionnent comme des soufflets* et s'effacent sous la pression des œufs chez les femelles mûres ou chez les immatures au cours de la pupaison.

Chez *Sclerocaeculus* n. gen., la sclérotisation souligne le relief de ces grands plis, et l'on voit s'individualiser de nouveaux sclérites. *Neocaeculus knoepffleri* nous montre une étape de ce processus de sclérotisation des régions latérales et postérieures de l'opisthosoma (fig. 16 A) avec la constitution des sclérites *H*, *LD* et *LV*.

Lorsqu'on examine le détail du parcours des rides du tégument de l'opisthosoma, on les voit converger vers des points ou vers des *zones plus ou moins déprimées* qui correspondent généralement à des *insertions musculaires*. Les deux plus remarquables se situent dans la région aggénitale antérieure *m. ag* α et *m. ag* π. Près de cette dernière, et à la limite de l'épimère IV, on note une longue attache tendineuse *tv* qui s'enfonce obliquement vers l'avant.

2) LA FACE VENTRALE DU PODOSOMA

*Elle est constituée par 4 **épimères*** portant chacun une paire de pattes et qui sont *séparés par des **sillons épimériques***. Chez les *Caeculidae*, la sclérotisation envahit complètement les épimères, leur région sternale étant constituée par du tégument mou, ridé. La sclérotisation s'est développée autour de l'ouverture des pattes et s'est étendue sur les deux tiers de la face ventrale en constituant au niveau de chaque épimère, un *bouclier coxal*.

La région sternale est constituée par un tégument souple parcouru de rides longitudinales plus ou moins parallèles aux bords paraxiaux des boucliers coxaux. Dans la région sagittale, on remarque deux groupes d'impressions musculaires *m. st. a*, *m. st. p*. On note également la présence de deux alignements symétriques transverses d'attaches tendineuses *m. sj.* au niveau du sillon séjugal.

Les boucliers coxisternaux servent de points d'*attache* à de *grosses masses musculaires*. Celles-ci laissent des *traces en creux* qui ménagent sur le pourtour des boucliers, une *marge plus épaisse* dont le bord intéressé est ici mal défini et que GRANDJEAN a nommé ***bordure épimérique***.

Ces épaississements existent notamment au niveau des sillons épimériques et c'est sur eux que prennent appui les ***apodèmes***. GRANDJEAN a donné à ce terme général, un *sens restrictif* à propos des Oribates chez lesquels ce sont des *lames internes transversales, insérées ventralement aux limites antérieures et postérieures de chaque segment du podosoma*, comme si elles étaient des prolongements des sillons épimériques (GRANDJEAN 1952 b, p. 17-18). C'est ce sens que nous attribuons au terme apodème lorsqu'il est employé seul.

La notation des apodèmes correspond à celle de leur sillon épimérique. *On en distingue quatre sur le podosoma* qui sont d'avant en arrière :

l'apodème 1 : *apo 1*, *apo 2*, l'apodème séjugal : *apo. sj.* ; *apo 3*.

Chez les Acariens Oribates, l'apodème peut traverser la région paraxiale sans changer de hauteur. GRANDJEAN considère que cette disposition est vraisemblablement primitive. Il arrive par ailleurs qu'il diminue beaucoup de hauteur dans la région sternale où il s'annule fréquemment : l'apodème est alors constitué de *deux **demi-apodèmes** symétriques séparés par une lacune sternale* plus ou moins large. C'est ce que l'on observe *chez les Caeculidae*. Ces demi-apodèmes se présentent sous la forme de lames grossièrement triangulaires dressées dans un plan subvertical et passant par le sillon épimérique correspondant. Les prolongements de ces sillons se rapprochent beaucoup les uns des autres dans

Source : MNHN, Paris

la région sternale ce qui donne presque aux *demi-apodèmes* une disposition rayonnée qui permet d'observer les plus antérieures en vue latérale (fig. 6 A). *La lacune de la région sternale est très large.* L'apodème ne s'élève que dans la moitié antiaxiale du sillon, au niveau d'un *seuil* $s\pi$ (fig. 17) qui marque un brusque approfondissement. Il s'agit d'une sorte d'invagination tégumentaire où s'affrontent les parois des boucliers coxaux. Le fond de cette étroite gorge se relève le plus souvent ensuite, avant d'atteindre la région coxale proprement dite. La base de ces demi-apodèmes s'étend entre les seuils $s\pi$ et $s\alpha$ de la gorge de leur sillon épimérique. Cette largeur varie d'un apodème à l'autre et suivant les genres.

On peut toutefois souligner ***quelques caractères généraux***. Leur *forme* est grossièrement *triangulaire*, leur *sommet libre* étant souvent *arrondi et plus ou moins échancré*. Ce dernier *porte des attaches tendineuses* qui se dressent en éventail. La lame apodématique n'est pas trouée, on la qualifie d'*entière*.

Les apodèmes qui offrent généralement la plus grande surface sont l'apodème 2 et l'apodème séjugal. L'apodème 1 est au contraire régulièrement le plus petit. Sa base est étroite et il s'élève relativement haut à l'intérieur du corps en offrant la forme d'une corne (fig. 17 A).

À leur base, ces demi-apodèmes se confondent rapidement avec les bordures épimériques au niveau des points $s.\alpha$ et $s.\pi$. Leur limite antiaxiale se situe généralement bien avant la région coxale proprement dite. Cependant, chez *Neocaeculus* l'apodème 2 atteint le bord interne du coxa II (fig. 17 A).

II – LA RÉGION ANTÉRIEURE DU CORPS

A – INTRODUCTION

Cette partie du corps mérite une attention particulièrement en raison de son *originalité* et de sa *complexité*. Elle est *constituée par le* ***gnathosoma*** *au-dessus duquel s'avance le* ***naso***.

Le gnathosoma, quant à lui est constitué par les segments palpiens et chélicériens. Le premier correspond à l'infracapitulum qui porte les ***palpes*** et au niveau duquel s'ouvre la ***bouche***. Le second se situe entre le segment palpien et le naso. Il est réduit à un ***cadre membraneux*** mal défini, d'observation délicate et qui se manifeste surtout par ses appendices que sont les chélicères. C'est à leur base que s'épanouit l'***appareil trachéen***, qui se prolonge par des gouttières superficielles dorsales : les ***péritrèmes***.

Le ***canal podocéphalique*** *constitue une autre canalisation de surface ou* ***taenidie*** qui draine apparemment les produits d'un certain nombre de glandes. Il contourne dorsalement le coxa I et le coxa palpien pour s'insinuer transversalement le long de la base ventrale des chélicères. Cet enchevêtrement de ducti chitineux, de trachées et de gouttières auxquels s'ajoute la confusion de nombreux plis membraneux qu'estompent quelques structures massives, rend l'étude de cette région compacte et exiguë particulièrement délicate et attrayante.

Le *canal podocéphalique* et les *péritrèmes chélicériens* qui en font la complexité sont d'ailleurs des organes bien développés chez les Prostigmates, et sur lesquels on possède encore très peu d'informations. Cette région a fait récemment l'objet d'une excellente étude de la part de PIFFL à l'occasion de la description de *Sclerocaeculus namibensis* (Piffl, 1965). Nous allons tenter d'apporter quelques précisions sur le parcours du canal podocéphalique, l'émergence des troncs trachéens et sur les régions buccales et pharyngiennes.

Source : MNHN, Paris

Technique

Avant d'aborder l'étude détaillée du naso puis du gnathosoma, nous tenons à faire part d'un *détail de technique qui a permis de mettre en évidence des éléments minces compris dans un ensemble de structures massives.*

L'infracapitulum constitue une pièce épaisse particulièrement sclérotisée et mélanisée. Sans préparation spéciale, les éléments minces qu'il contient se distinguent fort mal, et l'isolement de certains d'entr'eux par dissection nuit à la compréhension de leur morphologie par suite de la perte de leur support. Une décoloration totale n'est pas satisfaisante, et la coloration au Noir Chlorazol donne à nouveau la prépondérance aux éléments épais qui masquent les structures membraneuses.

Pour éviter, lors de la coloration, de masquer les structures hyalines, les tubes et les canaux, par la forte coloration des masses de l'ectostracum, *il faut arrêter l'action du diaphanol avant la décoloration totale.* L'ectostracum est alors encore jaune paille, les mélanines sont presque complètement oxydées, mais la chitine n'est probablement pas démasquée, et le colorant ne se fixe pas faute de site. Les structures minces non sclérotisées prennent au contraire la coloration et on peut lire avec beaucoup plus de facilité leur relation avec la charpente de l'infracapitulum.

B – LE NASO ET SON ŒIL INFÈRE

Ces formations originales ont fait l'objet d'une publication récente (COINEAU, 1970) que nous croyons opportun d'intégrer à cette étude d'ensemble.

1) INTRODUCTION

Les yeux des Acariens semblent avoir été particulièrement *touchés par des phénomènes d'évolution régressive*. Certains groupes comme celui des Camasides en sont complètement dépourvus, et leur existence chez les Oribates, par exemple, présente un caractère tout à fait exceptionnel. C'est *chez les Endeostigmata* et les *Prostigmata* qu'*ils offrent leur maximum de développement*. On peut y reconnaître 6 yeux qui devraient être présents, selon GRANDJEAN (1938, p. 430), chez l'Archétype des Acariens. *Les Caeculidae constituent* précisément *un excellent exemple*. Leurs yeux se répartissent en 3 groupes : les ***yeux latéraux*** et l' « ***œil antérieur*** ». Les premiers, au nombre de quatre, constituent deux paires d'yeux portés de chaque côté par un promontoire chitineux verruciforme, situé sur le prodorsum en position latéro-dorsale, au niveau de la deuxième paire de pattes. Notre attention sera, en fait, retenue par la troisième paire primitive que représente l' « œil antérieur », dont l'originalité réside aussi bien dans sa position que dans sa structure.

2) LE NASO ET SON ŒIL INFÈRE CHEZ LES ACARIENS ACTINOCHITINEUX

Chez les *Caeculidae*, les chélicères de la région buccale se projetant en avant, constituent un rostre, alors que l'extrémité antérieure du corps se trouve comme retenue par la région dorsale antérieure de l'aspidosoma. C'est à cet endroit que l'on peut remarquer, chez de nombreux Acariens, *une protubérance impaire dorsale qui s'avance au-dessus de la base des chélicères*. Reprenant un terme de BERLESE, GRANDJEAN (1943) l'a qualifiée de naso (= protubérance frontale, = épivertex, dans ses publications précédentes). Cette formation impair *correspond vraisemblablement au vestige de la région acronale*. Elle est particulièrement *bien développée dans des familles riches en caractères primitifs* appartenant à des groupes aussi différents que les Oribates (*Brachychthoniidae, Palaeacaroïdes, Archeonothridae*), les *Endeostigmata* et les *Prostigmata* (*Caeculidae* notamment).

La cuticule ventrale du naso peut être ornementée comme sur sa face dorsale, mais elle est, le plus *souvent, occupée par une calotte hémisphérique lisse* que GRANDJEAN a considérée dès 1937 (p. 267-

Source : MNHN, Paris

268) comme étant l'homologue de l'*œil impair médian* que l'on peut observer par exemple chez les Bdelles du genre *Cyta*. Cet œil antérieur impair de *Cyta* est comme posé « à plat », en retrait sur la face antérieure du prodorsum. Dans ce cas particulier, on note l'absence du naso. Il serait plus prudent de dire qu'on a perdu sa trace, car il s'est probablement intégré au bord antérieur du prodorsum et non différencié.

Le naso offre d'ailleurs divers degrés de régression aussi bien chez les Oribates (GRANDJEAN, 1958, p. 430-433 et fig. 2) que chez les *Endeostigmata*. Dans le cadre de ce dernier groupe, nous invitons le lecteur à suivre les différentes étapes, proposées sur les figures des remarquables travaux que GRANDJEAN a consacrés à ces Acariens.

• Certains nous montrent un *naso bien développé* portant à sa *face inférieure une calotte sphérique lisse bien définie* qui correspond à l'œil antérieur :

– *Terpnacarus bouvieri* Grandjean, 1939 (GRANDJEAN 1939, fig. 2 et 3 C);
– *Alycosmesis palmata* Oudemans, 1904 (GRANDJEAN 1939, fig. 3 A);
– *Sphaerolichus barbarus* Grandjean, 1939 (GRANDJEAN 1939, fig. 16 A et C);
– *Bimichaelia campylognatha* Grandjean, 1943 (GRANDJEAN 1943, fig. 14 A);

• Chez d'autres, on assiste à une disparition progressive de l'œil dont la *convexité propre s'efface*, la face inférieure du naso restant, toutefois, parfaitement lisse :

– *Pachygnathus trichotus* Grandjean, 1943 (GRANDJEAN 1943, fig. 7 C);
– *Bimichaelia diadema* Grandjean, 1943 (GRANDJEAN 1943, fig. 16 D);

• *L'ornementation envahit alors la face inférieure du naso :*

– *Alicorhagia fragilis* Berlèse, 1910 (GRANDJEAN 1939, fig. 10 et 11);

• *La naso prend enfin un caractère vestigial* et se réduit à une simple bosse chez :

– *Pachygnathus dugesi denasutus* Grandjean, 1937 (GRANDJEAN 1937, fig. 6 B).

Le naso et l'œil impair antérieur peuvent donc exister indépendamment l'un de l'autre (œil impair de *Cyta*, naso aveugle d'*Alicorhagia*). Mais lorsqu'ils sont simultanément présents, *l'œil impair se trouve toujours placé à la face inférieure du naso. On ne connaissait à cela qu'une exception* (GRANDJEAN, 1944, p. 37, fig. 2, A et B), celle du *naso des Caeculidae* qui présente à sa face supérieure une « tache claire » (ANDRÉ, 1935, p. 86-87, fig. 4 (2), p. 104, fig. 15 (1)) dans laquelle GRANDJEAN a reconnu l'œil antérieur impair. *En fait, la cornée dorsale du naso des* Caeculidae *n'est pas, comme on le pensait jusqu'alors, l'homologue des cornées infères du naso des Acariens primitifs* dont nous venons de parler brièvement.

Avant d'étudier en détail les curieuses structures du naso des *Caeculidae, nous allons rappeler la* ***morphologie fondamentale du naso et de son œil infère*** en reprenant l'exemple typique qui fut choisi par GRANDJEAN (1958, p. 428-429, fig. 1) auquel nous empruntons ses figures (fig. 1 A, B, C).

Il s'agit d'une espèce assez grosse de *Brachychthonius* (Oribate, *Brachychthoniidae*).

— ***Observé de profil*** (fig. 18 A), le naso se présente comme un casque qui s'avance au-dessus de la base dorsale des chélicères. Il porte à sa face supérieure une paire de *poils rostraux*, *ro*. Son rebord antérieur, aminci, se raccorde au corps sur les côtés. Par transparence, on aperçoit à sa face inférieure, au-dessus des chélicères, le profil hémisphérique, lisse, de l'œil infère. Cette cornée est nettement délimitée par un sillon basal *lb*.

— ***En vue dorsale*** (fig. 18 C), le naso constitue une bosse qui fait saillie en avant. On y reconnaît la paire de poils *ro*. Par transparence, on remarque une figure en ϖ. Elle correspond au contour apparent de la cornée. Cette coupe optique apporte la preuve qu'une paire d'yeux, qui se sont confondus dans le plan sagittal, se trouve à l'origine de cet organe impair.

— ***Une observation frontale*** (fig. 18 B) permet de découvrir, par transparence, le sillon basal quasi-circulaire *lb*, et de deviner le sillon médian *sm*, qui se projette dans le plan sagittal.

Source : MNHN, Paris

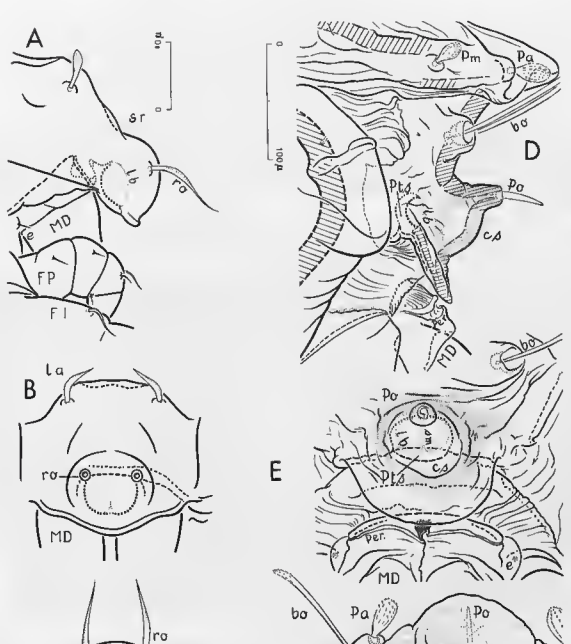


FIG. 18. — Afin de souligner les homologies structurales qui existent entre le naso et son œil infère chez un Oribate primitif appartenant au genre *Brachychthonius* (A, B, C) (d'après GRANDJEAN, 1958, fig. 1) et *Caeculus echinipes* (D, E, F), nous avons disposé parallèlement deux séries de trois vues homologues. L'Oribate étant à gauche, et le *Caeculidae* à droite, nous avons de haut en bas : A, D : Vue latérale de l'extrémité antérieure du corps; B, E : Vue frontale, les poils rostraux *ro* ayant été supprimés chez l'Oribate; C, F : Vue dorsale de cette même région où l'on voit se dessiner la figure en oméga; *bo*, trichobothrie de l'aspidosoma; *c s o*, cornée supérieure du naso; *e*, épine supracoxale du palpe; *lb*, limite basale de l'œil infère; *M D* (= C H) chélicères; *per*, péritrèmes; *Po*, poil du naso (impair chez ce spécimen); *Pts*, puits tégumentaire; *ro*, poils rostraux *s m*, sillon médian séparant les deux yeux primitifs.

Source : MNHN, Paris

3) CONSTITUTION FONDAMENTALE DU NASO ET DE SES FORMATIONS OCULAIRES CHEZ LES *CAECULIDAE*

Chez les *Caeculidae*, on cherche en vain le sillon médian sur la calotte lisse et transparente qui occupe une bonne partie de la surface supérieure du naso. On peut évidemment supposer que la fusion complète est achevée. Mais si l'on observe dorsalement avec attention, selon le plan d'inclinaison du naso, *on voit se dessiner une figure en* ω *qui apparaît comme inaccessible*, dans une région confuse s'il en est, puisqu'elle se situe *près de la base dorsale des chélicères*, au niveau de l'épanouissement des péritrèmes.

Nous décrivons des formations en prenant pour ***exemple Caeculus echinipes*** chez lequel nous reconnaîtrons les principaux éléments sans que ce naso corresponde pour autant à un naso de type moyen comme nous le verrons par la suite.

• ***En examinant la pièce de profil*** (fig. 18, D), et en suivant son contour à partir de sa région proximale supérieure, on remarque tout d'abord entre les bothridies prodorsales *bo*, et dans la région sagittale, *un poils amoindri en épine* qui correspond à la paire de poils *Po*. Ceux-ci, très diversement affectés par les phénomènes évolutifs chez les *Caeculidae*, doivent être considérés, sans doute, comme les *homologues des poils rostraux ro* des Oribates et des *Endeostigmata*. Puis on aborde *une calotte hémisphérique* lisse et transparente, constituée par le tégument qui s'est soufflé tout en conservant sensiblement la même épaisseur, *comme un verre de montre*. Nous donnons à cette formation le nom de ***cornée supérieure cso***. Le tégument se redresse ensuite vers la région distale du naso, puis se replie en-dessous, donnant naissance dans la région frontale et latérale à une sorte de chaperon. Ce rebord est formé par les téguments ventraux et dorsaux qui s'accolent par leur face interne, constituant un ***limbe***. Ce limbe court, qui fait figure de bourrelet se raccorde latéralement au corps à l'aplomb des acetabula palpiens, au-dessus du sillon qui marque la base du naso. *La face inférieure* de celui-ci est sensiblement plane avec un tégument légèrement ridé et bosselé. Tout près de sa base proximale, il *présente un puits tégumentaire pts*, bien défini et relativement profond. Celui-ci est *dirigé vers la face supérieure du naso* et s'élève vers la lumière ménagée par le soulèvement de la cornée supérieure. *Vers le haut, il est obturé* par une mince calotte tégumentaire hémisphérique dans laquelle il faut reconnaître, comme nous le verrons par la suite, *l'homologue de l'œil infère du naso* des *Brachychthoniidae* et des *Endeostigmata*. Cette cornée inférieure est nettement délimitée par le ***sillon basal lb*** qui se situe dans un plan franchement incliné vers l'avant, face à la cornée supérieure. Lorsqu'il est considéré d'une manière plus précise, le sillon basal *lb* ne se situe pas dans un plan, mais sur les deux demi-plans d'un dièdre très ouvert. La figure 20 A montre le profil du ***sillon médian sm*** qui ne se projette pas sur *lb*. Le tégument de la paroi postérieure du puits est ridé et de couleur testacée.

• ***Si l'on observe dorsalement*** (fig. 18, F), selon un plan parallèle à la direction moyenne du naso, on reconnaît les principaux éléments : le poil *Po*, la cornée supérieure *cso*, les limbes latéraux et frontaux, le puits tégumentaire *Pts*. *C'est au sommet de ce dernier que se dessine la figure en* ω, coupe transversale des deux yeux primitifs coalescents.

• ***L'examen en vue frontale*** (fig. 18, E) ne révèle pas de structures nouvelles, mais permet de voir, s'ouvrant vers l'observateur, et comme posées sur un piédestal, les fossettes chitineuses qui marquent l'emplacement des cornées des yeux primitifs.

4) CES FORMATIONS ORIGINALES SONT-ELLES VRAIMENT ISOLÉES?

Au premier abord, on est tenté de considérer que cet appareil oculaire est pour le moins curieux, voire aberrant. Mais s'il est replacé dans un contexte zoologique plus large, tout porte à penser qu'il n'est pas aussi isolé qu'on pourrait le croire.

Source : MNHN, Paris

En bref, *ces formations sont semblables, sinon homologues à celles qui correspondent à une étape dans l'organogenèse des yeux antérieurs de Thelyphonus caudatus* (Uropyges, Holopeltides) comme le suggèrent les résultats et les figures données par SCHIMKEWITSCH en 1906. Nous citerons ici DAWYDOFF (in GRASSE, Traité de Zoologie) qui a résumé le développement embryologique des yeux de *Thelyphonus* :

« Chez les *Thelyphonus*, les yeux médians apparaissent dans une position franchement ventrale, au fond de deux fossettes symétriques, juxtaposées, très profondes qui se forment par une invagination de l'ectoderme à la face ventrale du prolongement (appendice frontal terminal) du céphalothorax embryonnaire. Ces fossettes oculaires qui s'ouvrent au dehors (au niveau des chélicères) par un orifice commun, se présentent au début comme de simples ocelles uniquement composés d'une rétinule, mais finalement s'adjoignent une couche post-rétinienne provenant des portions avoisinantes des parois de la poche oculaire de l'appendice frontal du céphalothorax (traversant toute son épaisseur dans la direction verticale), où l'ectoderme tégumentaire, prenant contact avec leur partie rétinienne, contribue à leur perfectionnement, en fournissant le corps vitré manquant. »

L'évidence d'une analogie s'impose. *Le naso des Caeculidae offre la structure que présenterait l'appendice frontal terminal de Thelyphonus s'il se trouvait figé à un certain stade de son développement embryonnaire* (fig. 19, A et C). Il s'agit peut-être là d'un phénomène de convergence, la différenciation de la cornée étant induite par l'ébauche oculaire sous-jacente. Mais il semble que cette similitude aille au-delà d'une simple convergence, car les éléments qui participent à l'élaboration de ces formations sont probablement homologues, l'appendice frontal terminal, représentant, comme le naso, la région acronale. Il s'agit probablement de la *manifestation d'un certain atavisme arachnidien.*

On peut tenter de replacer le naso des *Caeculidae* dans l'ensemble des courants évolutifs qui affectent cet organe chez les Acariens, mais cette démarche est purement hypothétique, car on manque de données sur l'organogenèse des yeux des Acariens et, plus généralement d'ailleurs sur leur embryologie.

Le naso des Caeculidae représente peut-être une *forme intermédiaire* qui se place *entre le naso possédant des yeux inférés primitifs* (*Endeostigmata*, *Brachychthoniidae*) *et ceux* des formes plus évoluées *qui ont un œil dorsal* (*Cyta*).

La position de ces yeux qui regardent vers les chélicères *est curieuse*, mais cela ne signifie pas pour autant qu'elle ne soit pas primitive. *Rappelons que les Limules* (*Xyphosura polyphemus*) possèdent, sous le rebord antérieur de leur céphalothorax, *une paire d'yeux ventraux* qui offrent la même orientation. Ces yeux atrophiés chez l'adulte, semblent fonctionnels chez la larve.

Par ailleurs SCHIMKEWITSCH a fait remarquer qu'il n'y avait *pas de différence fondamentale entre* le développement des yeux antérieurs des *Thelyphonus* et celui des *Araneidae*. On passe de la structure des premiers à celle des seconds par un simple raccourcissement de la paroi ectodermique frontale. *Ce phénomène pourrait* parfaitement *correspondre à l'effacement du naso*, et il serait fort satisfaisant de retrouver un tel processus chez *Cyta*.

5) PRINCIPAUX TYPES DE NASO CHEZ LES *CAECULIDAE*

Au sein de la famille des *Caeculidae* le naso est sujet à certaines variations par rapport au type que nous avons décrit. Elles résultent à la fois de l'importance relative que prennent certains de ses éléments et des caractères de l'architecture du naso proprement dit.

a) ***Modifications liées à l'architecture du naso*** (fig. 20)

Allocaeculus catalanus Franz 1954, fig. 20, B est un représentant de cette catégorie de *Caeculidae* à téguments épais, dont le *naso se projette, à découvert, sub-horizontalement vers l'avant.* Des épaississements tégumentaires y constituent une puissante infrastructure qui assure la rigidité du naso, laissant apparemment peu de place aux autres tissus. On reconnaît un ***arc chitineux*** transversal, accolé à la face postérieure du puits tégumentaire, qui s'appuie aux parois latérales de la base du naso, suit le sillon de celle-ci, et se perd avec lui. Si l'on regarde de l'intérieur du corps vers l'avant, on remarque

Source : MNHN, Paris

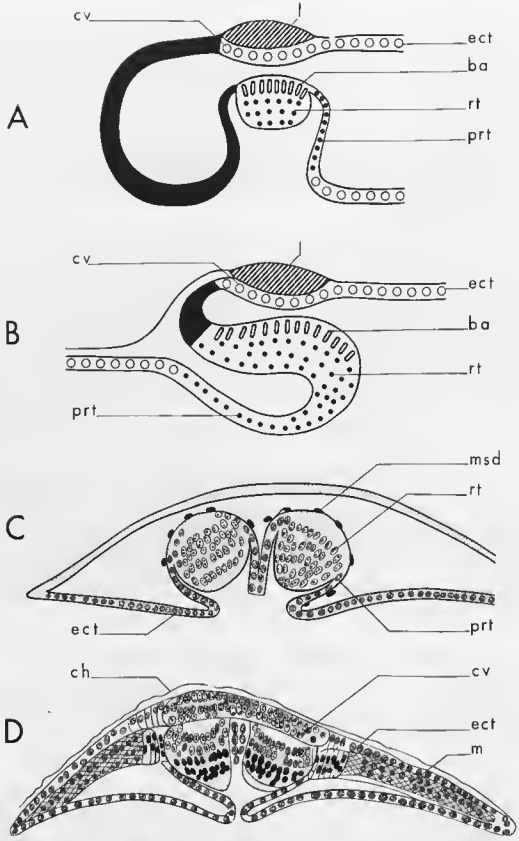


FIG. 19. — A-B : Schémas montrant en coupe sagittale, le passage du développement de l'œil antérieur médian des Pédipalpes (A), à celui des Aranéides (B). La surface du renflement oculaire du prolongement frontal qui régresse chez les Scorpions et les Aroignées est en noir ; C-D : Partie d'une coupe transversale d'une larve âgée de *Telyphonus caudatus* dans la zone d'apparition des yeux médians dont les cavités sont en relation ouverte avec la cavité de la fossette frontale.

Source : MNHN, Paris

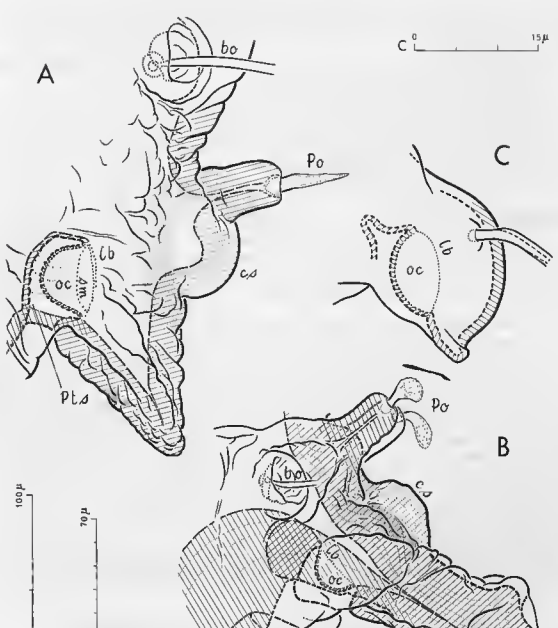


FIG. 20. — La présentation de ces profils de naso répond à deux buts :

— Montrer en détail leur constitution chez les *Caeculidae* en prenant deux formes très différentes (A, *Caeculus echinipes*), (B, *Alloraeculus catalanus*), tout en soulignant à nouveau l'homologie avec *Brachychthonius* sp. C (d'après GRANDJEAN, 1956, fig. 1 D).

— Attirer l'attention sur les modifications de structures liées à l'architecture du naso. On ne manquera pas de noter l'approfondissement du puits tégumentaire *Pts* qui permet à l'œil inféré de *Caeculus echinipes* de faire face à la cornée supérieure *cs*. Chez *Alloraeculus catalanus*, la partie couverte d'un croissillon correspond à l'arc chitineux qui est l'homologue du bord libre de la cloison rostrale *b r p*, chez les Oribates. La cornée supérieure est cernée sur les deux figures par un pointillé qui couvre une petite surface de la zone mélanisée. Dans l'épaisseur de la cornée supérieure, les hachures sont interrompues pour symboliser sa transparence.

Source : MNHN, Paris

parfaitement ce pont chitineux qui enjambe les chélicères tout en soutenant la poche de l'œil infère. Il constitue le bord postérieur de la cloison rostrale *brp*. De chaque côté du puits tégumentaire partent ***deux nervures chitineuses*** qui convergent vers l'avant, délimitant avec le « plafond » du naso une étroite lumière pyramidale.

Nous avons figuré les strates de la cuticule qui soulignent les mouvements du tégument. Elles semblent s'épaissir au niveau de la cornée supérieure.

L'allongement du naso laisse une place plus large à l'ouverture du puits tégumentaire, et l'œil infère, dont l'axe optique se dirige toujours vers la cornée supérieure, est alors orienté vers le haut.

Cette disposition est vraisemblablement plus primitive que celle que l'on rencontre chez *Caeculus echinipes* (fig. 20 A) qui présente un *naso court et subvertical*. Chez cette dernière espèce, l'ouverture du puits tégumentaire est alors pincée à la base du naso, et la partie postérieure de cette cavité est nettement plus haute pour permettre à l'œil infère de basculer et de faire face à la cornée supérieure.

b) ***Variations dues au développement de la cornée*** (fig. 21)

Il convient de noter, tout d'abord, que la zone translucide est indiquée sur les figures, au niveau des coupes optiques, par des lignes parallèles interrompues. La région pigmentée adjacente, qui cerne la cornée, est indiquée par un pointillé symbolisant le pigment tégumentaire. La pigmentation n'est pas indiquée sur toute son étendue, mais limitée au voisinage de la cornée afin d'éviter de nuire à la clarté de la figure.

La cornée supérieure cso, est particulièrement développée dans le genre australien Neocaeculus. Chez *N. bornemisszai* COINEAU et ENNS 1970, elle est subsphérique et proéminente comme on peut le voir sur la figure 21 C. Chez *Procaeculus* (Amérique Centrale) *elle tend au contraire à s'effacer*, *P. willmanni* (fig. 21 A et B) en est un bon exemple. Son profil, à peine voûté, s'incline doucement vers l'avant et les cellules du tégument ordinaire se projettent sous la forme de polygones testacés qui empiètent largement sur la marge de la zone transparente (fig. 26 A). Chez cette espèce l'étude de la morphologie de la poche oculaire nécessite son isolement par dissection. Au bord de l'œil, on remarque quelques filaments qui sont probablement de nature tendineuse. L'amincissement des téguments et la réduction de l'espace subnasal s'accompagnent de l'absence de l'arc chitineux postoculaire qui confère une certaine rigidité à cette voûte dans d'autres genres. *Si l'on compare le naso de* Procaeculus *à celui des autres* Caeculidae, *il semble donc particulièrement affecté par des phénomènes régressifs :* cornée supérieure mal définie – face ventrale de surface réduite, à faible ouverture et à téguments minces – petit œil impair. Par contre, les poils *Po* qu'il porte (fig. 21 A et B) (COINEAU 1969, fig. 3), sont exceptionnellement développés.

L'étude du squelette chitineux devra être complétée par des recherches histologiques. Les coupes que nous avons faites ne nous ont pas permis d'envisager une interprétation de ces structures[1] dont la taille semble relever de la microscopie électronique.

6) TENTATIVE DE COMPARAISON AVEC LES ORIBATES

La présence d'un naso et des curieuses formations oculaires que nous venons de décrire, et près desquelles se trouvent les *trachées chélicériennes*, sont autant de structures qui *masquent les analogies qui existent avec* des Acariens ne possédant pas de telles formations comme c'est le cas de *certains Oribates* ; Van der HAMMEN a consacré (1968) une remarquable étude au gnathosoma d'un gros Oribate *Hermannia convexa* (C. L. Koch). Cet auteur donne (fig. 12) une coupe longitudinale semi-schématique en vue paraxiale de la région antérieure du corps de cet animal montrant le gnathosoma en place dans le *camérostome*. Nous empruntons à cette figure un détail correspondant approximativement à sa moitié supérieure. Quelques modifications de présentation y sont apportées ainsi que certains détails provenant d'autres figures de cette publication.

1. Il nous est agréable de remercier ici Monsieur et Madame JUBERTHIE, du Laboratoire Souterrain du C.N.R.S. à Moulis pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée dans ce domaine.

Source : MNHN, Paris

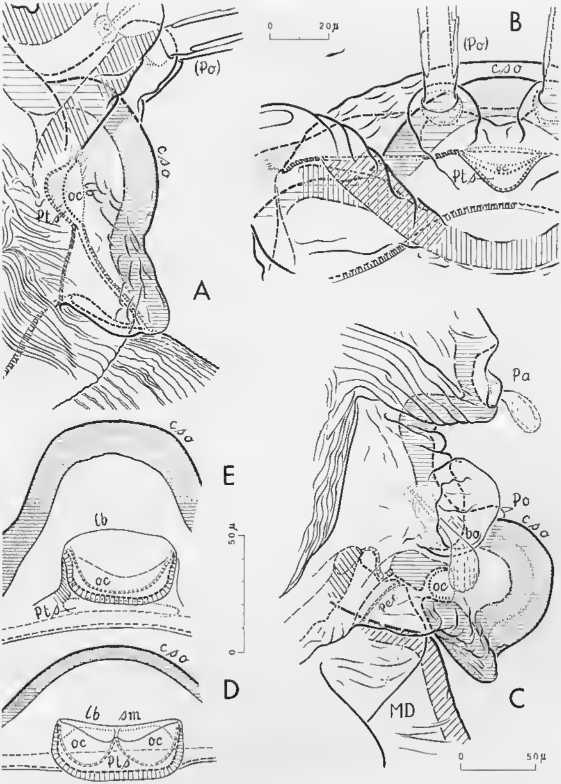


Fig. 21. — Quelques exemples de naso de *Caeculidae* montrant divers types de cornée supérieure et d'yeux inférés. A : *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933, en vue latérale du côté droit; B : Le même en vue dorsale; C : Naso de *Neocaeculus banmisszai* Coineau et Enns 1969 en vue latérale; D : Naso de *Culocoeculus laurencei* n. gen., n. sp. en vue dorsale, l'aspidosoma ayant été scalpé, les yeux sont nettement séparés; E : *Andocoeculus* n. gen. sp. id. l'œil infère est impair, il n'y a aucune trace du sillon *sm*, *bo*, trichobothrie; *cso*, cornée supérieure du naso; *lb*, limite basale des yeux inférés; *MD* (= CH) chélicère; *oc*, œil infère du naso; *Po*, poils du naso, vraisemblablement homologues des poils rostraux des Oribates; *Pts*, puits tégumentaire ventral du naso; *sm*, sillon médian séparant les deux yeux primitifs inférés.

Source : MNHN, Paris

C'est à ce niveau que se situent les *relations entre l'aspidosoma et le gnathosoma*. Ce dernier qui est mobile se trouve rattaché à la région frontale du corps par *une membrane impaire* que Van der HAMMEN a nommée ***tegulum TG***. En outre *les chélicères* elles-mêmes *ont contracté pour leur propre compte des relations souples* leur assurant une certaine indépendance. Elles sont susceptibles d'effectuer surtout des mouvements longitudinaux grâce à leur région coxale membraneuse, qui constitue pour chacune d'elle, de véritables fourreaux réversibles, les « ***gaines chélicériennes*** » (cheliceral sheaths *de Van der HAMMEN). Chez les Caeculidae, c'est à la surface de ces coxae membraneuses que courent les péritrèmes* et c'est aux dépends de leur face paraxiale que se sont constitués les ***vestibules vs*** et les ***neostigmates ns*** dont nous envisagerons l'étude dans un chapitre ultérieur. Afin d'éviter pour l'instant de faire intervenir ces organes, nos schémas sont exécutés d'après des observations antiaxiales, contrairement à ceux que nous avons empruntés à Van der HAMMEN. Ces différences d'orientation ne gênent en rien les comparaisons que nous allons faire maintenant, et qui vont consister en l'établissement d'homologies entre les éléments et les plis fondamentaux situés entre les chélicères et la région antérieure de l'aspidosoma.

La figure 22 A montre la chélicère gauche d'*Hermannia convexa* abritée sous un *vaste rostre tectiforme* dont la paroi inférieure se rebrousse jusqu'en *brp* pour constituer la ***cloison rostrale*** *rp* (*rostro pluragma*). Cette région n'est certainement pas, comme le fait remarquer Van der HAMMEN (1968, p. 6) un simple tectum rostral, et la cavité contient probablement des éléments d'origine préchélicérienne. Nous pensons qu'elle est *comparable, en partie au moins, au naso des Caeculidae.*

Le parcours a — b — brp, couvre des régions homologues sur les figures A, B et C. Ces deux dernières correspondent à *Neocaeculus bornemisszai* Coineau et Enns 1969 et à *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933 dont les détails sont donnés sur la figure 22 A et C.

On note *sur l'Oribate*, la présence d'une paire de *poils rostraux* ro dont il a déjà été question chez un Oribate à naso oculé du genre *Brachyrchthonius* (fig. 18 A, B, C). La *paire de poils Po* des *Caeculidae pourrait bien être son homologue* et on ne manquera pas de remarquer la présence d'une tache claire bombée, ***l'aire fenestrée*** *fr*, qu'il convient sans doute de *rapprocher de la cornée supérieure du naso des Caeculidae.*

Le bord postérieur *brp* de la cloison rostrale, de l'Oribate sert de ligne d'attache semi-rigide à cette membrane impaire transverse qu'est le tegulum *TG*. Cette dernière s'étend entre *brp* et la base *bcx* des coxae membraneux des chélicères. Celles-ci que Van der HAMMEN nomme « chelicerian sheaths » (= gaines chélicériennes) constituent une paire de fourreaux reversibles susceptibles de permettre aux chélicères de retirer leur base à l'intérieur du corps. C'est cette position invaginée qui est figurée sur le schéma. La ligne d'attache des chélicères à leur coxa est indiquée par *acx*. Au delà de cette ligne vers la gauche, c'est-à-dire vers l'arrière, la chélicère constitue à l'intérieur du corps, une saillie cachée que nous avons couverte de tirets (fig. 22 A). *Les homologies* que nous pensons reconnaître chez les *Caeculidae sont soulignées par* l'utilisation des *mêmes symboles graphiques*. Chez ces Acariens, la portion invaginable des membranes coxales est réduite du fait du développement d'une certaine sclérotisation dans la région des péritrèmes. Les rapports entre la région antérieure de l'aspidosoma et de la partie dorsale du gnathosoma ayant été précisés, nous allons aborder l'étude de ce dernier en nous attachant plus particulièrement à des formations qui semblent particulièrement bien développées chez les *Actinotrichida* (canal podocéphalique) ou qui caractérisent les Acariens Prostigmates (trachées chélicériennes).

C – LE CANAL PODOCÉPHALIQUE ET L'ÉMERGENCE DES TRACHÉES CHÉLICÉRIENNES

Il s'agit d'un ensemble d'organes comprenant dans les deux cas des gouttières superficielles plus ou moins fermées auxquelles GRANDJEAN (1944 b) *a donné le nom de* ***taeuidies*** (ταινία, ταινίδιον, ruban) à cause de leur aspect rubanné, dans lesquels débouchent des tubes chitineux qui sont les ducti des glandes dans un cas et les trachées dans l'autre. Tous ces organes *qui se ressemblent fort, se*

Source : MNHN, Paris

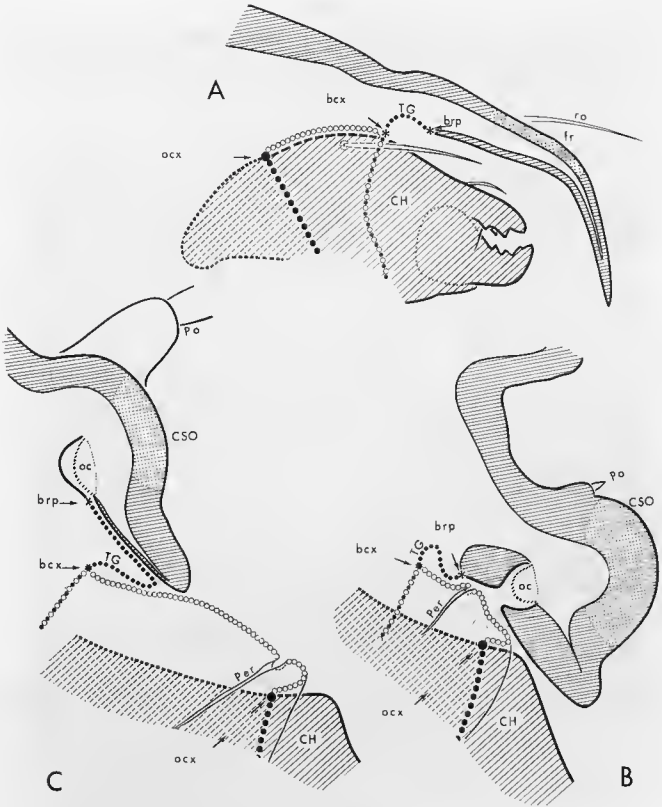


FIG. 22. — Représentation schématique de la région antérieure dorsale du corps d'un Oribate (A) (d'après VAN DER HAMMEN 1968*a* fig. 12 modifiée) et de deux types de *Caeculidae* ; B : *Neocaeculus* ; C : *Procaeculus*, destiné à faire apparaître les homologies qui existent dans les structures fondamentales de ces Acariens. *a.c.x*, ligne d'attache des gaines chélicériennes sur les chélicères ; *b.c.x*, ligne d'attache des gaines chélicériennes sur la région antérieure du corps ; *b.r.p*, bord postérieur de la cloison rostrale ; *CH*, chélicère ; *CSO*, cornée supérieure du naso ; *fr*, aire fenestrée du rostre ; oc, œil inféré du naso ; *Per*, péritrèmes ; *TG*, tegulum.

Source : MNHN, Paris

pressent autour de la base des gaines chélicériennes. La confusion résultant à la fois de la proximité et de la similitude nous a conduit à adopter un style de représentation semi-schématique. Le parcours des trachées paraîtra moins complexe et moins capricieux lorsque l'on connaîtra la nature et la morphologie de leur support. Pour cela, un rappel de la structure du gnathosoma paraît opportun.

1) RAPPEL SOMMAIRE DE LA CONSTITUTION DU GNATHOSOMA

Si l'on néglige pour l'instant les hypothèses qui attribuent au labre une origine préchélicérienne, on peut considérer que le ***guathosoma*** *est constitué par la majeure partie des segments du palpe et des chélicères dont l'ensemble a basculé vers l'avant en se dressant* (fig. 6). Le segment palpien qui correspond à l'*infracapitulum* (= *cône buccal* = *subcapitulum*) porte une paire de palpes, et c'est dans sa région sternale, devenue antérieure, que s'ouvre la bouche. La région épimérale palpienne est divisée très nettement en deux moitiés.

a) ***La moitié postérieure*** est le plus souvent fortement *sclérotisée et mélanisée* ; elle comprend le ***meutum*** H qui correspond à la région postérieure impaire, et, en avant, les ***joues*** *G* (= *genae* Van der HAMMEN 1967), qui se prolongent par les *lèvres latérales LL*. L'infracapitulum est rattaché à la région épimérique du segment I par *une membrane souple* qui *joue ventralement un rôle semblable à celui du tegulum* dans la région dorsale. Chez les Acariens qui montrent un ***camérostome*** rigide, bien défini, comme chez *Hermannia convexa*, avec deux condyles qui fournissent au gnathosoma un axe de rotation, cette région souple correspond à la limite, à la membrane articulaire qu'abrite le ***camérotectum*** *mut* (Van der HAMMEN 1967, fig. 12). *Nous proposons de l'appeler* ***jugulum*** *JG* car elle constitue la gorge d'un véritable cou. Le *jugulum* est bien défini dans sa région latéro-ventrale puisqu'il se situe entre le bord antérieur de l'épimère I et le bord postérieur du *meutum*. Dans la région sternale, on doit lui attribuer la région de tégument souple parcourue par des plis transverses. *Dans la région latérodorsale, le* jugulum *se continue au niveau du coxa palpieu par le* tegulum qui est lui-même assez mal défini dans cette région. La mobilité du gnathosoma par rapport à l'idiosoma (le reste du corps), est entr'autre assurée par des muscles qui s'insèrent sur une paire d'***apodèmes infracapitulaires*** *apo. ic.* situés sur le bord postérieur du *meutum*. Cet *apodème infracapitulaire* est comparable au « *subcapitular apodeme* » que Van der HAMMEN (1965, p. 265-271) a signalé pour la première fois chez *Holothyrus coccinella* Cervais (*Holothyrina, Acarida*). Dans sa région sternale, cet apodème constitue, chez les *Caeculidae*, un bourrelet qui se confond avec une bordure épimérique.

Il n'est réellement développé comme les autres apodèmes qu'au niveau de l'insertion des muscles dorso-ventraux et il offre un aspect cératiforme comme l'apodème I.

b) ***L'autre moitié de l'infracapitulum*** qui était *primitivement antérieure occupe une situation dorsale* et bien que son tégument soit profondément enfoui *sous les chélicères*, il faut le *considérer comme externe*. Dans cette région, la paroi épimérale est généralement beaucoup plus mince tout en ayant une certaine tenue. Chez les *Caeculidae*, elle n'est pas sclérotisée, elle est donc *membraneuse et pratiquement incolore*. La ligne de séparation entre ces deux régions souples et sclérotisées de l'infracapitulum est particulièrement nette. Elle constitue une arête qui contourne dorsalement le coxa palpien et se prolonge vers l'avant sur la tranche des lèvres latérales. C'est la ***graude carène*** *gc* (GRANDJEAN, 1957 b). En vue dorsale, les deux grandes carènes dessinent une ogive qui n'est pas sans rappeler l'avant d'un bateau. *C'est entre ces deux grandes carènes que se trouve tendue la région épimérique antérieure souple que* Van der HAMMEN (1967) *a nommée* ***cervix*** *CE*. Le *cervix* constitue au-dessous des chélicères, un véritable plancher. Cependant, si celui-ci est sub-horizontal chez *Hermannia convexa* (Van der HAMMEN, 1967, fig. 10 A et B), il n'en est pas de même *chez les Caeculidae* où il est profondément *déprimé en auge*. Toutefois, son relief n'est pas celui d'une simple gouttière car, comme chez beaucoup d'Acariens, il ménage au-dessous de chaque chélicère, une petite dépression longitudinale supplémentaire que l'on remarque particulièrement bien chez *Allocaeculus*. Ce sont les ***fossés chélicériens*** *FM* (= *fossés mandibulaires*, GRANDJEAN, 1957 h ; = Cheliceral groove Van der HAMMEN, 1967). La convexité axiale qui se situe entre ces deux concavités, est la ***selle du capitulum*** *SE* (GRAND-

Source : MNHN, Paris

JEAN (= *capitular saddle* Van der HAMMEN, 1967, p. 33). La limite antérieure du cervix se situe comme pour les joues, à la base des lèvres, la selle du capitulum s'arrêtant à la base du ***labre*** ou ***lèvre supérieure*** *LS*.

La *limite postérieure du cervix* correspond à la limite antérieure primitive du segment palpien. Il faut aller la chercher *au fond du mince espace qui sépare le cervix des gaines chélicériennes* qui le surmontent; GRANDJEAN (1957 b, p. 241) l'a nommée chez les Oribates, ***sillon épimérique sous-mandibulaire*** (= *sillon épimérique médian du capitulum* GRANDJEAN 1957 (178), p. 89). Le fond de ce pli correspond *à la ligne at*. C'est sur cette *ligne intersegmentaire primitive* que prend appui l'***apodème capitulaire*** *apo. c.* C'est une lame chitineuse qui s'enfonce obliquement dans le corps (fig. 23 A et 24). Comme les autres apodèmes, elle s'annule dans la région sternale et sert de point d'attache à des muscles qui se trouvent regroupés en deux ensembles, l'un paraxial et inférieur *tπ*, l'autre antiaxial latéral et supérieur *tα* près du coxa palpien. C'est entre cette ligne *at*, et le bord postérieur de la cloison rostrale *brp* que se trouve la région membraneuse qui constitue les parois du corps et que l'on nomme ***cadre chélicérien*** (= *cadre mandibulaire* GRANDJEAN, = *chelicerian frame* Van der HAMMEN 1967), dont il fut question précédemment. *Le cadre chélicérien correspond donc aux parois du corps au niveau du segment des chélicères qui constitue l'étage supérieur du gnathosoma.*

2) LE CANAL PODOCÉPHALIQUE ET SES DUCTI GLANDULAIRES AFFÉRENTS

a) ***Historique***

Le terme de ***canal podocéphalique*** (= *podocephalic canal* Van der HAMMEN 1967) fut utilisé pour la première fois par GRANDJEAN (1967 c, p. 286) à propos d'un *Acaridiae* : *Otodectes cynotis* (Hering). Dans cette même note, qui fut complétée par des observations chez les *Acaridiae* libres (1937 f, p. 388-391), cet auteur annonçait l'existence du canal podocéphalique chez les Bdelles auxquelles il consacrait un important article alors sous presse (1938 d). On apprenait ainsi, dans cette troisième note, que *chez les* Bdellidae, *le canal podocéphalique pouvait constituer une* ***gouttière superficielle*** chez *Cyta* (GRANDJEAN 1938, fig. 1) *ou se refermer pour devenir un* ***tube interne*** comme on peut le voir chez *Odontoscirus* (GRANDJEAN 1938, fig. 2). Dans les deux cas il semble *collecter les sécrétions émises par trois canaux glandulaires* qui débouchent en des points bien définis :

- *dg 1* sous la chélicère ;
- *dg 2* peu après la lèvre postérieure du capitulum, au-dessus et en arrière du coxa palpien ;
- *dg 3* à l'extrémité du tube ou de la gouttière, ou légèrement en avant c'est-à-dire dans le pli supra-coxal I.

GRANDJEAN rappelle que le tube podocéphalique avait été remarqué par plusieurs auteurs à l'occasion de l'étude des glandes des Acariens Prostigmates. MICHAEL (1896) le nomma *canal commun des glandes salivaires*, et SIR TIMM reprit par la suite cette appellation (1904, p. 101). Quant à OUDEMANS, il fut trompé par l'aspect du tube podocéphalique qui est souvent très développé, fortement spiralé et ressemble à s'y méprendre à un tronc trachéen. Il fit cette confusion à propos d'un certain nombre de « *Stomatostigmata* ».

Le canal podocéphalique existe vraisemblablement chez tous les *Prostigmata* et les *Endeostigmata*. GRANDJEAN (1938 b, p. 12) le signale dans les genres ; *Alhothrombium*, *Trombicula*, *Canestrinia*, *Cheyletus*, *Caeculus*, *Auystis*, *Rhagidia*, *Penthaleus*, *Penthaleodes*, *Eupodes*, *Linopodes*, *Stigmaeus*, *Tydeus*, *Pachygnathus*, *Lordalycus*, *Biuichaelia*.

Il l'a signalé ou figuré, par la suite chez divers Actinotrichida :

- *Retelydeus* (1938 c, p. 282) ;
- *Tydeidae* (1938 g, p. 379) (et peut-être tous les *Actinotrichida*) ;
- *Endeostigmata* (1939 e, p. 46). Chez certains, cet auteur n'a vu ni le canal, *ni* les ducti de ces glandes ;
- *Labidostomidae* (1942, fig. 3 B) ;
- *Auystis* (1943 d, p. 76) ;
- *Apostigmaeus* (1944 d, p. 109) ;
- *Smarisidae* (1942 h, et 1947 e, fig. 1 A).

Il a fallu, par contre, attendre l'*étude de* Van der HAMMEN (1967) pour avoir une *idée d'ensemble du canal podocéphalique et de ses canaux chez les Oribates.* C'est GRANDJEAN (1939 b) qui attira le

Source : MNHN, Paris

premier l'attention sur l'homologie qui pouvait exister entre le canal podocéphalique et la bande latérale de *Eulahmannia*. Il le signala ensuite chez les Palaeacaroïdes (1954, fig. 2 8) et apporta quelques précisions complémentaires mais fragmentaires à l'occasion de publications ultérieures (GRANDJEAN, 1957 (182), p. 241, 1957 (178), fig. 1, 1962 a, p. 403, 1966 a, p. 336, 1967 a, p. 702).

En montrant chez *Hermaunia convexa* l'existence de trois glandes et en figurant complètement le parcours du canal podocéphalique, Van der HAMMEN souligne la *similitude frappante qui existe entre ces formations dans les trois groupes d'Actinotrichida*, et considère qu'il s'agit là apparemment d'un *caractère important de cet ordre.*

Chez les Caeculidae, *nos connaissances* sur le canal podocéphalique et sur ses glandes, *étaient encore fragmentaires et très insuffisantes.* La première mention qui fut faite à leur sujet est due à GRANDJEAN (1938 d), p. 12) qui releva la présence de deux ducti glandulaires, au niveau du sillon supracoxal I, et attribua à ce dernier la forme d'une gouttière. Par la suite, nous avons, à diverses reprises signalé ou figuré cette formation dans la série de publications que nous avons consacrées à cette famille (1963, fig. 1 C, D, p. 211, 1966, fig. 5, p. 34, 1967, fig. 6 A, p. 68, 1969, fig. 3, 4 A, p. 59, COINEAU, 1969 c, fig. 3 A, COINEAU et ENNS 1969, fig. 2 B). Mais ces données ne concernaient que les glandes supracoxales I et la moitié postérieure du parcours du canal podocéphalique. PIFFL a le mérite d'avoir figuré pour la première fois, lors de la description de *Sclerocaeculus namibensis* n. comb. (Piffl), 1963, le ducti qui débouche dans le canal podocéphalique au-dessus du palpe et d'avoir attiré l'attention sur une autre glande qui aboutit au-dessous des chélicères. Cet auteur nous donnait enfin l'aspect du cadre chélicérien. La structure de cette région restait toutefois à préciser, et nous nous proposons d'étudier les relations spatiales qui existent entre les différents organes et les différentes structures de cette zone particulièrement confuse. Nous apportons enfin quelques précisions sur la région postérieure du canal podocéphalique et figurons son trajet sur une vue d'ensemble.

b) *Morphologie du canal podocéphalique et des ducti afférents.*

Cette étude qui a nécessité un grand nombre d'animaux de bonne taille et de nombreuses préparations, a été presque essentiellement effectué sur *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp.

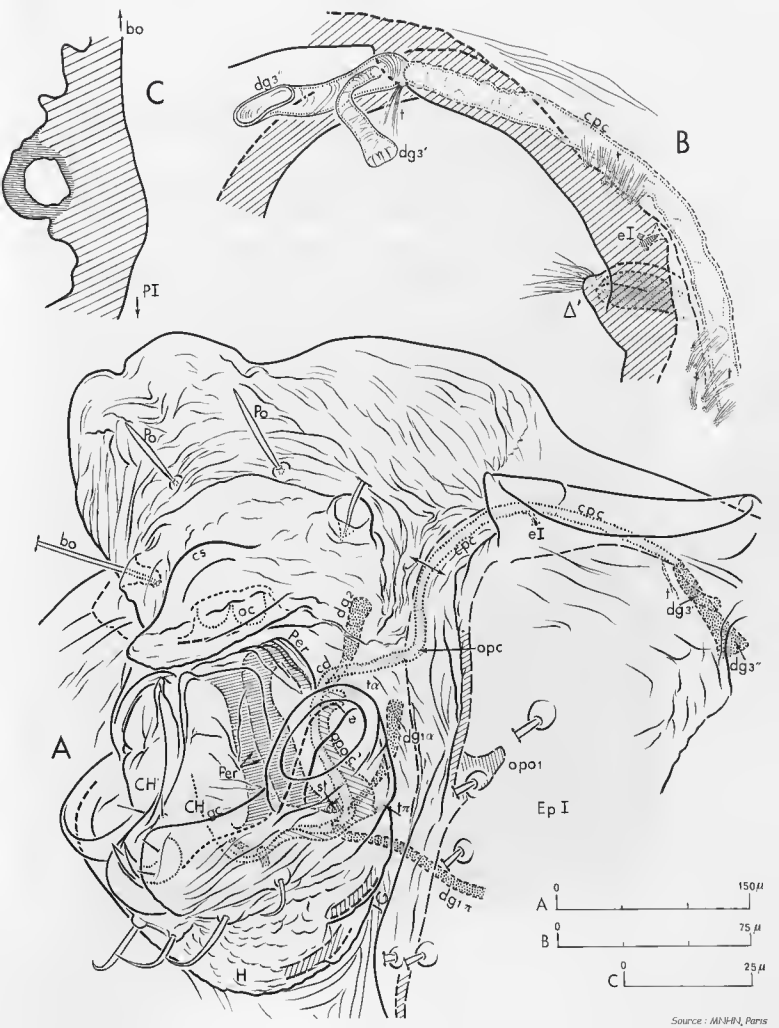
Le canal podocéphalique, qui collecte les secrétions des diverses glandes, *les couduit vraisemblablement vers l'avant*, ne serait-ce que parce que, chez l'espèce que nous étudions, c'est la seule région où il soit ouvert comme nous le verrons. Nous considérons donc qu'il débute dans sa région postérieure, dans le pli supracoxal II, bien en arrière de l'épine supracoxale *el.*

Deux ducti glandulaires inégaux aboutissent à son extrémité (fig. 23 8). Le plus postérieur, qui est le plus gros *dg 3''*, semble recevoir l'autre, *dg 3'*, juste avant d'atteindre le canal podocéphalique, à moins que ce tronc commun ne corresponde à une portion interne de ce dernier. Nous pensons de toute manière pouvoir considérer ces deux ducti comme les canaux excréteurs de deux glandes différentes. Leurs parois sont renforcées par un fil chitineux à spirales irrégulières serrées. Ils s'élargissent à leur extrémité distale et se terminent par une couronne irrégulière de fil chitineux qui doivent déjà appartenir à la paroi glandulaire.

Au début de son parcours, le canal podocéphalique traverse obliquement l'épaisseur du tégument coxal (fig. 23 8). *Au niveau de la jonction*, entre le tronc commun interne et le canal intratégumentaire, *on remarque une formation tendineuse* qui appartient vraisemblablement à un muscle qui joue peut-être un rôle dans le contrôle de l'écoulement de la sécrétion. Une formation semblable a été figurée

FIG. 23. – Le canal podocéphalique et ses ducti glandulaires afférents chez *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. A : Région antérieure sculpée d'un adulte, vue de trois quart à gauche et légèrement de dessous afin de montrer complètement, sur un côté, le parcours du canal podocéphalique *cpc* recouvert d'un pointillé fin. Les ducti glandulaires afférents, *dg*, sont marqués d'un gros pointillé. Nous avons situé d'autre part l'émergence du système trachéen: stigmate *st* et péritrème; B : Vue interne de la partie supérieure du coxa I montrant par transparence, le départ du canal podocéphalique et les deux ducti glandulaires *dg 3'* et *dg 3''* qui y débouchent. On remarquera que le départ du canal podocéphalique est situé sur une saillie et pourvu d'un double groupe de tendons; C : Coupe du canal podocéphalique au niveau de son passage entre la trichobothrie *bo* et l'épinère I. *apc*, anse podocéphalique; *apo. c*, apodème capitulaire (hachuré obliquement); *cd*, coude podocéphalique; *e*, épine supracoxale du palpe; *e I*, épine supracoxale I; *gc*, grande carène du gnathosoma; *H*, mentum; *JG*, jugulum; *st*, stigmate; *t*, tendon; *tα*, groupe antiaxial de tendons de l'apodème capitulaire; *tπ*, groupe paraxial de tendons de l'apodème capitulaire.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

par GRANDJEAN (1968, fig. 3 et 4) chez deux Oribates *Damaeus clavipes* (Herm.) et *Euzetes aterrimus* (Koch.). Nous l'avons remarquée également chez *Caeculus echinipes* et chez *Allocaeculus catalanus*. C'est probablement une disposition commune non seulement à la plupart des représentants de la famille, mais aussi à beaucoup d'*Actinotrichida*.

La présence de deux ducti semble être également de règle chez les Caeculidae. Nous les avons figurés chez *Neocaeculus kunepfferi* (Coineau et Enns 1969, fig. 2 B) (fig. 16 A, 17 B) et nous avons pu les observer chez *Allocaeculus catalanus* et *Procaeculus willmanni*. On note seulement des différences de taille, ceux d'*Allocaeculus catulanus* étant presque de même diamètre et paraissant plus longs que chez les autres espèces.

Après avoir atteint la surface du tégument, le canal podocéphalique chemine dans le pli supracoxal en contournant l'épine *el* avant d'amorcer sa descente vers les téguments souples du *jugulum*. Sur le côté interne du *coxa I*, nous avons noté sur la figure 23 B, la présence d'empreintes musculaires. Ces muscles auraient-ils une relation fonctionnelle avec le canal podocéphalique? Nous n'en sommes pas persuadés.

Le *canal podocéphalique* est, chez *M. steineri delanurei une gouttière superficielle absolument fermée*, un véritable tube entre son émergence dans le sillon supracoxal I et le *coude podocéphalique cd* (GRANDJEAN 1954 a, p. 185, fig. 2 B) qui marque le début de sa plongée dans le sillon épimérique sous mandibulaire. Nous avons effectué plusieurs sections pour nous en persuader et nous donnons en C sur la fig. 23, l'aspect de la coupe du canal au niveau de la hothridie *ho* (cf. flèche sur la figure 23 A). C'est une formation tégumentaire superficielle qui *ne concerne que l'épicuticule et la région mélanisée de l'ectostracum* comme le montre le schéma. Chez les *Caeculidae* appartenant aux genres *Microcneculus*, *Allocaeculus*, *Caeculus*, *Procaeculus*, le canal podocéphalique n'a jamais offert l'aspect d'une gouttière béante. On peut toutefois imaginer effectivement qu'*une gouttière ouverte à bord libre est à l'origine de ce tube*. Son bord dorsal ayant recouvert le creux à la manière d'une vague déferlante, l'étanchéité n'est peut-être pas toujours aussi parfaite. Chez *Caeculus* et *Allocaeculus*, il faudra le vérifier par des coupes histologiques. En vue de face, l'aspect est très trompeur car la couverture du canal est très mince et l'on a tendance à prendre les replis marginaux pour des bords libres.

Le canal dessine une ***anse podocéphalique***, *apc* ouverte vers le haut qui correspond à la partie de son *parcours que l'on remarque toujours le mieux*. Il remonte ensuite jusqu'au ***coude podocéphalique*** *cd* près de l'épine *e*, *dans le pli supracoxal palpien*, là où s'effectue la triple jonction de l'apodème capitulaire, du cervix et du coxa du palpe. Il reçoit à cet endroit le ductus *dg 2* qui aboutit juste au-dessus du groupe de tendons *tα* de l'apodème capitulaire.

Le canal podocéphalique chemine ensuite dans le creux du sillon épinérique sous mandibulaire, le long de la ligne *at*. Si l'on prend soin d'isoler cette région et d'écarter les gaines chélicériennes en les soulevant vers le haut, on peut alors constater (fig. 25 A) que le canal podocéphalique n'est plus un tube fermé, mais une *large gouttière légèrement sclérotisée* qui constitue dans cette région, une *véritable charnière pour les gaines*. Lorsque les chélicères sont en position normale, les bords de la gouttière s'affrontent et il se constitue un tube. C'est sous cette forme que le canal podocéphalique contourne la base des chélicères dans leur région antiaxiale et ventrale. La descente sur leur face antiaxiale est presque rectiligne entre les niveaux des tendons *tα* et *tπ*. C'est au voisinage de ces derniers que s'amorce la ***courbe sub-chélicérienne*** où *le canal reçoit deux ducti dg tα* et *dg tπ*. Les ouvertures de ces deux canaux glandulaires sont nettement visibles car le canal podocéphalique est particulièrement large et sclérotisé à leur niveau. Sur la figure 25 A, on a l'impression qu'une arête transversale (par rapport au canal) barre le canal. En fait, c'est évidemment dû à la position anormale que nous avons imposée aux gaines chélicériennes. La figure 25 B, où elles sont simplement écartées, montre que le canal podocéphalique traverse le plan de symétrie sous la forme d'une gouttière largement ouverte. C'est peut-être à ce niveau que sourd la sécrétion collectée par le canal.

Nous ne sommes pas certain que la position que nous donnons sur la figure aux différents ducti soit celle qu'ils occupent réellement lorsqu'ils sont soutenus par les chairs. Seul, leur point d'aboutissement doit être considéré comme exact.

La présence de deux ducti au départ du canal était déjà remarquable; *l'existence de deux tubes excréteurs sous chaque chélicère est encore plus surprenante. Le nombre habituel* de ducti qui *est de*

Source : MNHN, Paris

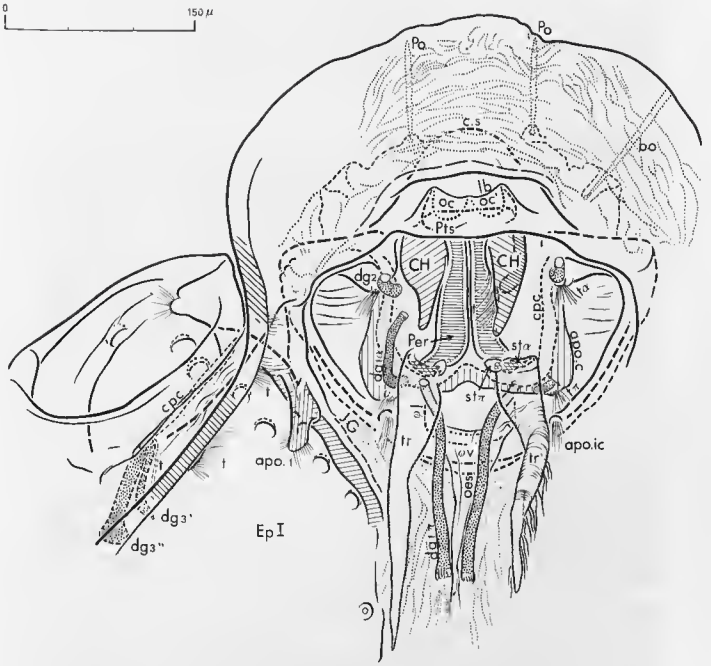


FIG. 24. — Vue dorsale de la région antérieure sculptée de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. Interprétation semi-schématique destinée à montrer les relations spatiales qui existent entre les trachées et les péritrèmes d'une part, et d'autre part le canal podocéphalique et ses ducti glandulaires. Le canal podocéphalique *cpc* est recouvert d'un pointillé fin, le gros pointillé correspondant aux ducti glandulaires.

apo I, apodème I ; *apo.c*, apodème capitulaire ; *apo.ic*, apodème infracapitulaire ; *CH* chélicère ; *cpc*, canal podocéphalique ; *cs*, cornée supérieure ; *dg*, ductus glandulaire ; *J G*, *jugulum* ; *oc*, *oc'*, yeux insérés du naso ; *ors*, œsophage ; *Pts*, puits tégumentaire de l'œil inséré du naso ; *stα*, stigmate antiaxial ; *stπ*, stigmate paraxial ; *t*, tendons ; *tr*, *tr'*, troncs trachéens ; *tα*, groupe antiaxial de tendons de l'apodème capitulaire ; *φl*, bord latéral du pharynx, *φv*, profil du pharynx.

Source : MNHN, Paris

trois se trouve *porté à cinq chez les Caeculidue.* Ce nombre n'est pas particulier à *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., car nous l'avons retrouvé chez *Allocaeculus catalanus, Procaeculus willmanni* et *Caeculus echinipes.* Chez cette dernière espèce *dg 1α* se jette dans le canal, entre les deux tendons de l'apodème capitulaire. Il faut *ajouter à cette série de glandes* qui débouchent dans la région coxale des appendices, celle dont nous avons signalé *le ductus dans le sillon supracoxal de la patte III* de *Allocaeculus catalanus* (COINEAU, 1963, p. 211, fig. 1 A et C, 2 A). Nous l'avons par la suite retrouvée chez tous les *Caeculidae* que nous avons observés. Elle constitue certainement un *caractère commun à tous les représentants de la famille.* PIFFL (1965, p. 8) l'a signalé chez *Sclerocaeculus namibensis* n. gen.

Ces glandes ont été comparées par divers auteurs aux glandes des Arachnides. En fait, selon LECENDRE (1968, p. 415), les glandes coxales typiquement arachnidiennes ne sont connues que chez les Holothyroïdes et les *Argasidae.* Celles qui débouchent dans la région antérieure sont souvent assimilées à des glandes salivaires. En fait, nos connaissances sont actuellement lacunaires et trop fragmentaires. Seule leur distribution peut faire l'objet de remarques, mais sa signification est sujette à caution. *Si l'on considère ensemble,* les glandes du canal podocéphalique et les glandes supracoxales des P III, *on peut imaginer une distribution métamérique.* Il suffit tout d'abord pour cela d'attribuer la glande postérieur du segment P I, *dg 3''*, à celui des P II, en considérant qu'elle a suivi le canal podocéphalique vers l'avant; la glande III s'étant trouvée ainsi isolée à l'arrière, ou n'ayant jamais été réunie à cet ensemble. Il n'y a pas de difficultés apparentes pour attribuer *dg 2* au segment du palpe. Mais que faire des glandes qui débouchent au-dessous des chélicères? La paire la plus paraxiale *dg* est peut-être l'homologue des ducti *dt* et *dt'* que GRANDJEAN (1938 d, 3 A et B, p. 13) a signalés chez les Bdelles. Ils débouchent sur le cervix, non loin de la base du labre. On pourrait les attribuer aux segments préchélicériens auxquels on rattache le labre. On aurait ainsi un système excréteur à répartition métamérique. Toutes ces hypothèses ont certainement peu de valeur. Des études histologiques puis embryologiques sont avant tout indispensables.

3) L'ÉMERGENCE DU SYSTÈME TRACHÉEN CHÉLICÉRIEN

• *Bref historique*

L'appareil respiratoire des Acariens Prostigmates a déjà fait l'objet de descriptions de la part des anciens auteurs soit à l'occasion d'études anatomiques (HENKIN, 1882, fig. 7, MICHAEL, 1896, p. 518-519, fig. 45, THOR SIG 1904, p. 39-52), soit dans des travaux consacrés à l'étude de l'appareil respiratoire chez une espèce ou dans une famille (OUDEMANS A. G. 1906, p. 633, ANDRÉ 1940, 1943, THOR SIG 1932). Dans son ouvrage sur les Acariens, VITZTHUM a rassemblé toutes ces données (1943, p. 373-389, fig. 369-378). Plus récemment, FEIDER, 1950 a consacré un important ouvrage à l'appareil respiratoire des *Trombidiidae* et des *Prostigmates* supérieurs. *L'étude fondamentale* à propos de *l'emplacement et des caractères des stigmates chez les Acariens Prostigmates fut* sans nul doute publiée par GRANDJEAN (1938 e) *à propos* de *Retetydeus viviparus* Sig Thor 1931.

C'est à BERLESE que l'on doit la *première description de l'appareil trachéen des Caeculidae* (1882-1893, p. 107, fig. 3). Cet auteur signale chez *Caeculus echinipes*, la présence de péritrèmes mais il place l'ouverture des stigmates et le début des troncs trachéens dans la région dorsale à la base des chélicères. ANDRÉ (1935, p. 86-89, fig. 4) partage cette opinion et associe aux stigmates la cornée supérieure de l'œil du naso, cette formation se situant effectivement immédiatement au-dessus des ouvertures du système trachéen.

Plus récemment PIFFL (1965, p. 6, fig. 4) *a fait connaître la morphologie particulière des troncs trachéens* des *Caeculidae*, chez *Sclerocaeculus namibensis* (Piffl) 1965. Les modalités d'émergences de ce système entre les bases des chélicères restaient à préciser.

a) *Troncs trachéens et stigmates*

Les deux troncs trachéens aboutissent près de la base ventrale des gaines chélicériennes du côté de leur face paraxiale. C'est précisément toujours dans cette région infra-paraxiale des gaines chélicériennes que l'on doit, comme le fait remarquer GRANDJEAN, rechercher le, ou les véritables stigmates des Acariens Prostigmates. Cet Auteur (1938 c) montre dans ce groupe, l'existence d'Acariens tétra-

Source : MNHN, Paris

stigmatiques, c'est-à-dire possèdant deux paires de stigmates : l'une paraxiale *stπ*, l'autre ventrale par rapport aux chélicères *sti*. Chacun de ces stigmates se prolonge à l'intérieur du corps par un tronc trachéen et de chaque côté, on voit chez *Retetydeus viviparus* Sig Thor, les deux troncs *trπ* et *tri* devenir rapidement contigüs pour cheminer parallèlement à l'intérieur du corps (fig. 1 A et fig. 2 A, B). Chez *Odontoscirus* sp. (GRANDJEAN, 1938 c, fig. 3 A), cet auteur fait remarquer (1938 e, p. 282-283) que la bifurcation du tronc trachéen correspond en fait à la réunion des deux troncs *trπ* et *tri* en un seul. Les stigmates *stπ* et *sti* doivent être à l'origine voisins ou même confondus. Lorsque le stigmate *sti* existe, il reste simple ; s'il n'existe pas, c'est qu'il est confondu avec *stπ*. Ces remarques ont conduit à émettre l'hypothèse suivante :

« Le caractère contigü de *tri* et de *tri* sur une grande partie de leur longueur, et même sur toute leur longueur est remarquable. Il provient, je pense, de ce que *ces deux trachées dérivent de la même invagination respiratoire*, origine de tout le système trachéen mandibulaire. Cette invagination se serait faite à la place infra-paraxiale dont je viens de parler, celle de *st-*, sur la ligne articulaire basale des mandibules. Dans la plupart des cas, la peau invaginée aurait eu la forme d'un enfoncement étroit de sorte qu'elle ne serait devenue, en s'approfondissant, qu'un seul tronc trachéen. Dans d'autres, *elle aurait eu la forme d'un pli* occupant une grande longueur ventrale sur la ligne articulaire. *Ce pli serait divisé en deux, longitudinalement* par soudure médiane de ses parois, laissant ainsi, de chaque côté de la soudure, le long des deux bords latéraux internes du pli, deux bras séparés » (GRANDJEAN, 1938 e, p. 284-285).

Il est très difficile de distinguer la forme des stigmates *chez les Caeculidae* car leur ouverture n'est pas soulignée par une induration tégumentaire et l'attache des troncs trachéens a lieu sur une grande largeur et se trouve pincée dans un système complexe de plis qui affecte cette région souple. On peut toutefois distinguer *deux ouvertures* disposées transversalement et qui sont *contiguës*, *inégales* et séparées par un seuil peu marqué. La plus *paraxiale est la plus petite* ; sa forme est à peu près circulaire et elle s'ouvre à l'intérieur dans une invagination tégumentaire conique très courte dont les parois sont lisses et ne présentent pas d'épaississement chitineux spiralés. *L'autre paraît très large*, et s'étend ventralement jusqu'à la face antiaxiale. *C'est elle qui donne naissance au tronc trachéen.* Il n'est pas dans notre propos de décrire en détail cette trachée et le faisceau de trachéoles qui s'enfoncent dans le corps. Il faut toutefois remarquer que le tronc trachéen fait également penser à cette large invagination initiale qui se serait subdivisée longitudinalement. Les *Caeculidae* semblent nous montrer un état intermédiaire. Transversalement, *le tronc est large à sa base*, mais son diamètre dorso-ventral est relativement faible. Au voisinage du stigmate, il offre l'aspect d'une ellipse déprimée, perpendiculairement à son grand axe, d'un 8 imparfait en quelque sorte. Cette *compression médiane est accentuée par la courbure* générale du grand axe de cette ellipse qui épouse la forme *du pli subchélicérien* le long duquel le tronc trachéen prend naissance. Une large invagination trachéenne qui devrait être un avantage du point de vue de la ventilation pourrait s'obturer et devenir inopérante par la suite de l'affaissement de la voûte du conduit sous l'action conjuguée des effets d'une *portée trop large* et de la courbure imposée par le cadre chélicérien. *À ce problème mécanique, une solution semble être* précisément apportée par la présence d'un ensemble de *piliers-chitineux dorso-ventraux* qui se distribuent d'une manière assez désordonnée le long de la zone d'affaissement à laquelle nous venons de faire allusion (fig. 23 C). Ce sont les ***trabécules*** signalés par PIFFL (1963, p. 6).

Au fur et à mesure que le *tronc trachéen s'enfonce dans le corps*, sa plus grande *largeur diminue* et sa section devient progressivement circulaire. Cette diminution se fait principalement à l'occasion d'*émissions de faisceaux de trachées*. On ne peut pas parler de bifurcation car il n'y a généralement pas deux branches véritables susceptibles d'émettre à leur tour des trachées. Il fait plutôt penser à un arbre qui donnerait un faisceau de jeunes pousses à l'emplacement de l'une des deux branches principales qui aurait été sectionnée au niveau même de la fourche. Le diamètre du tronc diminue brutalement à l'endroit même où il se prolonge par un faisceau de trachées. Ceci se répète à plusieurs niveaux. La diminution du diamètre du tronc par palier se manifeste surtout dans sa moitié distale ; près de sa base elle est progressive et sa section prend assez rapidement l'aspect d'une ellipse régulière. À ce niveau on ne trouve déjà plus de piliers de soutien.

Le tronc trachéen des *Caeculidae se présente donc comme un* ***état intermédiaire*** *entre le tronc trachéen simple* à un seul stigmate transverse large, *et le tronc en Y à deux stigmates* tel qu'on en connaît chez *Odontoscirus* sp. Nous ne savons pas quelle place nous devons attribuer à cet état dans l'en-

Source : MNHN, Paris

semble des phénomènes évolutifs. Il peut aussi bien représenter une première tentative de cloisonnement qu'un compromis élaboré marquant l'aboutissement d'une orthogenèse. Mais cet exemple est d'un très gros intérêt car il nous montre une large invagination trachéenne unique comme GRANDJEAN l'imaginait, susceptible de se subdiviser en deux, voire même en trois si l'on attribue à la minuscule vésicule paraxiale, la valeur d'une trachée. Il nous permet, surtout, enfin de supposer que *la subdivision longitudinale de la région proximale* du système respiratoire chélicérien des Prostigmates *correspond à un* ***ajustement du stéréome trachéen face aux contraintes mécaniques*** qui résultent de sa situation et de son extension transversale.

b) ***Neostigmates et péritrèmes***

Le stigmate des Caeculidae a toujours été placé par la plupart des auteurs, en position dorso-paraxiale par rapport aux chélicères, au départ de la partie découverte des *péritrèmes*. En fait, comme nous l'avons déjà rappelé, l'ouverture du système trachéen *se situe à la base des gaines chélicériennes dans leur région infra-paraxiale*, et l'on doit avec CRANDJEAN (1938 e) *considérer comme secondaires* les ouvertures paires ou impaires qui occupent *une situation supra-paraxiale*.

Ainsi chez les *Retetydeus*, la soudure des chélicères par leur face paraxiale a entraîné la constitution d'une poche impaire, le ***vestibule*** *vs* (CRANDJEAN (1938 e), fig. 2) au fond duquel s'ouvrent les vrais stigmates des troncs trachéens paraxiaux, et qui débouche lui-même dorsalement par **un *neostigmate*** *ns*, d'origine secondaire.

Les Caeculidae *nous offrent deux types principaux de* ***formations néostigmatiques***.

• ***Le type le plus primitif*** se rencontre entre autre chez *Caeculus*, *Microcaeculus*, *Allocaeculus*. Nous l'avons examiné en détail chez *M. st. delamarei*. Chez cette espèce, le grand stigmate ventral *sti* et le petit stigmate paraxial *st*π, s'ouvrent dans une gouttière, une taenidie, qui chemine à la surface de la gaine chélicérienne. *Cette taenidie respiratoire* qui reçoit le nom de ***péritrème*** *occupe* sur la gaine *une situation plus distale que celle du canal podocéphalique* et contrairement à ce dernier, elle monte vers la région dorsale de la gaine en se creusant dans sa face paraxiale. On peut le constater en soulevant les gaines et en les écartant l'une de l'autre. *À la face ventrale*, au niveau des stigmates et dans la région paraxiale, *les deux taenidies cheminent côte à côte, séparées par un simple repli.* Lorsqu'on force les gaines à s'ouvrir largement, on découvre une *gouttière ascendante* qui se referme pour constituer un *tube imparfait* lorsque les chélicères occupent une position normale. La *section transversale* des deux taenidies offre alors la *forme d'un* ω *refermé* (fig. 28, coupe dans le plan H). Au sommet de leur trajet ascendant, sur la face paraxiale, les deux péritrèmes se séparent pour contourner chacun leur propre gaine, par la face dorsale. C'est au niveau de leur séparation que se situent les deux orifices qui ont été considérés comme des stigmates. Ces ouvertures n'ont pas d'existence propre puisqu'elles dépendent de la position des gaines. Nous donnons à cette formation néostigmatique imparfaite le nom de ***néostigmate imparfait***.

Si l'on suit à nouveau le parcours d'un péritrème *on peut distinguer* ***trois parties***.

— Une section ventrale ;
— Une section ascendante ;
— Une section dorsale.

— La ***section ventrale*** est en grande partie occupée par l'ouverture des stigmates. Sa lèvre proximale *fait un coude vers le haut* et vers l'arrière pour se rattacher à une carène qui se constitue dans la région sagittale du cadre chélicérien.

— Cette carène sépare les deux péritrèmes dans leur ***section ascendante***. Le fond de chacune de ces gouttières est finement strié longitudinalement. Le niveau du stigmate est *marqué par une succession de seuils* (fig. 25 A) constituant des nervures transverses qui maintiennent l'ouverture béante. La paroi des gaines chélicériennes est particulièrement épaisse au niveau de cette section et l'on remarque le long de la génératrice médiane de chacune de ces gouttières *un alignement de* ***tendons*** *t. per* (fig. 24 *t* et 28 *t. per*) correspondant à des muscles qui jouent certainement un *rôle actif dans la respiration*.

Source : MNHN, Paris

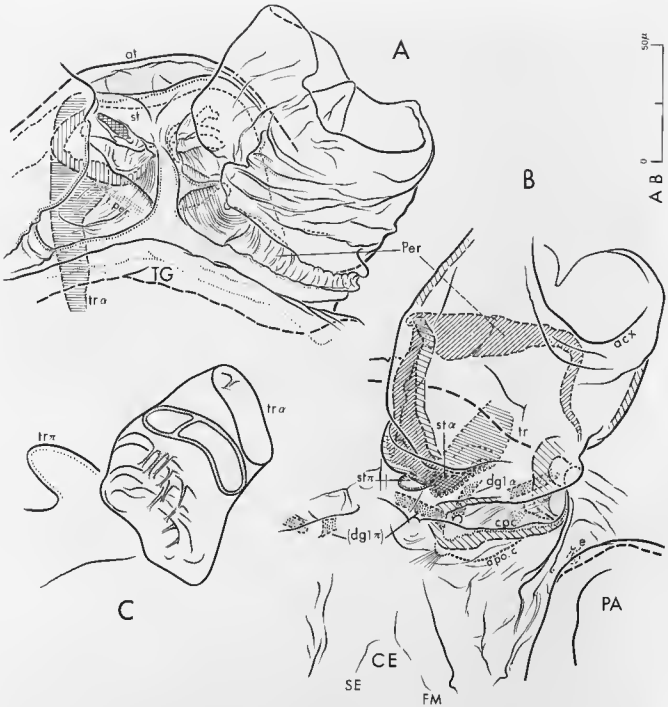


FIG. 25. — Figure semi-schématique montrant la disposition des *taenidies* sur les gaines chélicériennes chez *Mirrocnemulus steineri delamarei* n. ssp., les chélicères ayant été retirées. A : Vue dorsale antérieure oblique. L'écartement exagéré des gaines chélicériennes révèle la structure de la section ascendante du péritrème droit qui est en fait une simple gouttière; B : Vue antérieure oblique, la gaine étant exagérément soulevée. On remarque au-dessus et à gauche du canal podocéphalique entrebaillé, un repli qui cache dans cette situation anormale, l'ouverture des deux stigmates. C'est le bord inférieur et paraxial du péritrème. Au-dessous par transparence on voit fuir l'apodème capitulaire *apo. c.*, l'observation étant effectuée dans un plan voisin de celui-ci. Le système trachéen est recouvert de hachures serrées. L'ensemble qui est oblique vers la gauche correspond au péritrème (section ascendante et dorsale). Celles du tronc trachéen sont au contraire obliques vers la droite. La rencontre de ces deux systèmes de hachures dessine un quadrillage qui correspond précisément au stigmate. Le canal podocéphalique et ses ducti afférents sont recouverts par des pointillés respectivement fins et gros; C : Représentation schématique de la région proximale du tronc trachéen montrant l'aspect et la distribution des piliers chitineux. *ac.x*, ligne d'attache des chélicères sur leur gaine; *CE*, cervix; *cpc*, canal podocéphalique; *FM*, fossé chélicérien; *Per*, péritrème; *SE*, selle du capitulum; *trα*, stigmate antiaxial; *trπ*, stigmate paraxial; *TG*, *tegulum*; *trα*, tronc trachéen antiaxial et principal; *trπ*, invagination qui a peut-être la valeur d'un tronc trachéen paraxial.

Source : MNHN, Paris

– La ***section dorsale*** du péritrème est la seule qui a toujours été décrite. Le fond de la gouttière est toujours strié, mais cette microsculpture est fortement perturbée par la présence de *petites carènes transverses* qui fragmentent la taenidie en lui donnant un *aspect celluleux*. La largeur du péritrème décroît rapidement lorsqu'il amorce une courte descente vers la face paraxiale. Il faut noter que dans cette dernière section comme au cours de la première d'ailleurs, le péritrème *quitte le pli basal des gaines* chélicériennes *pour cheminer plus en avant*. Il revient ensuite vers leur base en direction du point d'arrivée du canal podocéphalique.

• ***Un type plus évolué*** de formation stigmatique est offert par *Procaeculus willmanni*, et il est probable qu'elles sont communes aux différentes espèces du genre. Dans ce cas, *les péritrèmes s'affrontent dans le plan sagittal sans se refermer complètement sur eux-mêmes. Les bords antérieurs* de ces gouttières s'unissent au niveau du néostigmate par de *véritables coaptations* (fig. 26 B). Cet ensemble de deux gouttières constitue un *conduit impair* qui s'enfonce très obliquement vers l'arrière du corps. Il serait absolument *comparable au* ***vestibule*** *vs* de *Retetydeus viviparus* si l'on était certain qu'à la coaptation dorsale fait suite une véritable fusion des parois paraxiales des gaines chélicériennes au niveau du rebord antérieur de la section ascendante des péritrèmes. Le tégument des gaines est d'une telle minceur sur leur flanc paraxial qu'il est vraiment difficile de se faire une idée claire de la morphologie au voisinage des péritrèmes. La paroi des taenidies est au contraire d'une bonne épaisseur. Elle assure ainsi une certaine tenue à l'ensemble. Leurs bords antérieurs, c'est-à-dire inférieurs chez *Procaeculus*, leur section ascendante étant oblique, semblent se continuer sur une faible largeur par une membrane mince, celle de la face paraxiale des gaines. Nous n'avons pu, faute de matériel suffisamment abondant, savoir si ces deux membranes s'unissaient dans le plan sagittal ou restaient indépendantes, comme nous avons cru le voir auparavant. Il semble toutefois que le processus évolutif soit en marche et nous ne serions pas étonné de trouver un vestibule et un néostigmate parfait chez une espèce du genre *Procaeculus*.

D – LES CHÉLICÈRES (fig. 27)

Ces appendices ont une *morphologie assez uniforme au sein de la famille*. Celles que nous représentons en détail appartiennent à *Microcaeculus steineri delamarei* n. s. sp.

On y distingue trois parties :

– ***l'apotèle*** qui constitue le crochet mobile ;
– le ***corps chélicérien*** qui comprend :
  • une partie externe et
  • une énorme racine interne que nous nommons ***chélorhize***, *chr.*

Les gaines chélicériennes représentent les coxae de ces appendices. Chez certains Acariens, on reconnaît sur la face paraxiale un trochanter rudimentaire. Parfois, il n'en subsiste pas de trace et c'est le cas des *Caeculidae*. La chélicère ne comporte alors que deux articles : ***l'apotèle*** qui constitue le *mors mobile* et le ***corps chélicérien*** qui résulte de la *coalescence des articles*. Il serait intéressant de connaître la nature de cette *énorme apophyse interne* qui constitue la ***chélorhize***. On peut évidemment penser que la ligne d'attache de la chélicère sur sa gaine a conservé sa position primitive et qu'il s'agit simplement d'une invagination des téguments de la région proximale du corps chélicérien. Les coupes histologiques montrent que cette formation sert de *point d'attache au moins à trois ensembles musculaires* :

– Les muscles qui assurent la *mobilité de l'apotèle* et qui prolongent les deux tendons ;
– Les muscles *abaisseurs de la chélicère* qui s'insèrent sur l'aspidosoma et exercent une traction vers le haut ;
– Ceux qui font *basculer les chélicères* en agissant sur le levier que constitue la chélorhize. Ces derniers sont rattachés à la région ventrale de la gaine chélicérienne.

Source : MNHN, Paris

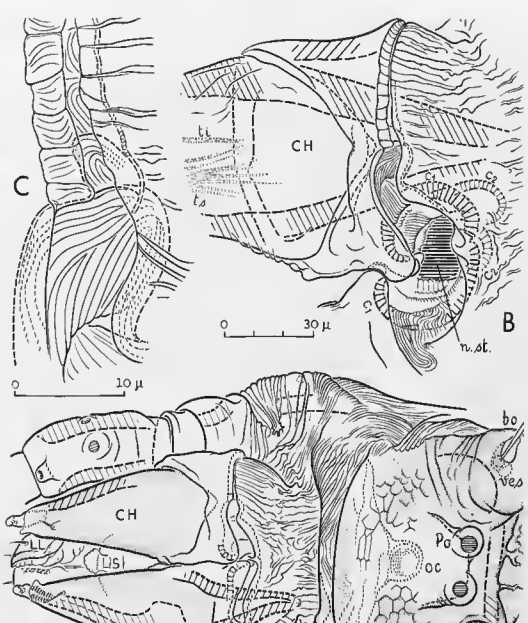


FIG. 26. — *Procaeculus willmanni*. A : Vue oblique de la région dorsale antérieure du corps, les poils *Po* et la trichobothrie gauche ayant été supprimés. On remarque l'œil inféré du naso *oc* et la forme de l'espace subnasal particulièrement exigu dans ce genre. On notera enfin l'emplacement de la *vésicule ves* des bothridies ; B : Détail montrant l'émergence de l'appareil trachéen chélicérien au niveau du néostigmate *n. st.* Seule, la section dorsale de la taenidie péritrémale droite est figurée. Les hachures rayonnées correspondent à des coupes optiques effectuées à deux niveaux, *c1* et *c2*, sur le trajet ascendant des périmètres, là où ils tendent à constituer un *vestibule* ; C : Détail du début de la section dorsale de la taenidie péritrémale droite, destinée à montrer la microsculpture striée et la structure alvéolaire. *bo*, trichobothrie de l'aspidosoma ; *c1*, *c2*, coupes optiques des gaines des péritrèmes ; *CH*, chélicères ; *cpc*, canal podocéphalique ; *LL*, lèvres latérales ; *LS*, labre, lèvre supérieure ; *n. st*, neostigmate ; *oc*, œil inféré du naso ; *Po*, base des poils *Po* du naso ; *ti*, tendon inférieur de l'apotèle des chélicères ; *ts*, tendon supérieur de l'apotèle des chélicères ; *ves*, vésicule des bothridies de l'aspidosoma.

Source : MNHN, Paris

Une étude comparée de la musculature et de l'articulation des appendices chez les Acariens serait évidemment souhaitable.

• ***L'apotèle comprend fondamentalement,*** un ***corps basilaire*** mu par deux tendons et portant un poil hypertrophié. Le corps basilaire est *réduit à une mince calotte* qui entoure la racine de l'ongle et dans laquelle se trouvent creusées les ***cavités cotyloïdes*** grâce auxquelles il s'articule sur les condyles *k'* et *k''*. La *morphologie de la racine et du corps basilaire est très tourmentée*. La racine arquée vers le haut, et le condyle *k'* qui est particulièrement développé lui impriment une forte concavité paraxiale.

Les deux ***condyles*** *k'* et *k''* sont *très inégaux*. L'antiaxial est à peine perceptible. Enfin l'*axe d'articulation est fortement oblique, k''* occupant une position beaucoup plus ventrale que *k'*. *Les tendons ti* et *ts, ne sont pas situés dans un même plan* parallèle au plan sagittal. Le plus faible, *ti* est inférieur et antiaxial, *ts* qui se divise en de multiples branches étant paraxial et inséré dorsalement (fig. 27 D). Les tendons sont insérés sur le corps basilaire tout près du collet de l'ongle. Le tendon inférieur glisse entre deux parois chitineuses qui assurent son guidage.

Au-dessus du mors mobile, on voit s'avancer un ***processus hyalin*** *hy* qui est une production de la membrane articulaire et que l'on doit classer sous le vocable général d'***oncophyse***.

Dans la région distale du corps chélicérien, on remarquera le ***poil dorsal*** *ch* et sur la face antiaxiale on pourra relever l'existence d'une ***lyrifissure*** *ly* que GRANDJEAN avait déjà signalée (1944 a, p. 46). Lorsqu'elle existe, elle est très bien constituée et disposée obliquement sur le flanc antiaxial au-dessous du poil *ch*. Nous l'avons remarquée sur le flanc antiaxial au-dessous du poil *ch* chez *Allocaeculus*, *Procaeculus*, *Caeculus*, *Neocaeculus*, *Andocaeculus* n. gen. Elle a souvent une position presque ventrale et très oblique.

• ***Le corps chélicérien présente*** une partie externe sclérotisée, et *les pores* de la cuticule y *sont particulièrement nets* (PIFFL, 1963). Chez *Caeculus echinipes*, il montre en outre sur ses faces dorsales et antiaxiales, un certain nombre de pores semblables à ceux que nous avions signalés sur le corps et sur les pattes.

La ***ligne d'attache*** *acx*, de la chélicère sur sa gaine *dessine dorsalement vers l'arrière une* ***indentation*** *id* (fig. 27 A et B) que l'on retrouve, semble-t-il chez tous les représentants de la famille.

La forme générale du corps chélicérien proprement dit se rapproche de celle d'un *demi-cône aplati* dont la face plane serait paraxiale, et la base, proximale bien entendu. Chez *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., sa face dorsale est marquée par une forte dépression et sillonnée de rides. Ce n'est pas la forme la plus courante. Chez *Caeculus echinipes*, et chez *Allocaeculus catalanus*, elle est beaucoup plus régulière. La face paraxiale n'est pas parfaitement plane. Elle est légèrement bombée dans le prolongement du bord paraxial *bπ* de la ***chélorhize***.

Cette dernière présente une forme semblable dans ses grandes lignes à la partie externe du corps chélicérien. C'est une *pyramide à face courbe qui se prolonge par une sorte de corne*. Elle est *ouverte dans son quart infra-paraxial*. Cette ouverture triangulaire est bordée par deux bourrelets hyalins qui constituent le bord paraxial *bπ*, et le bord inférieur *bi*. On note enfin la présence d'une frange d'attaches tendineuses le long de la ligne *acx* au niveau de cette ouverture.

E – L'INFRACAPITULUM

Cette région correspond à l'*étage du segment palpien*. Son squelette chitineux *comprend* :

- le ***cervix*** à la face supérieure ;
- le ***mentum*** et les joues aux faces inférieures et latérales ;
- les ***lèvres*** qui entourent la bouche dans sa région antérieure et qui se prolongent vers l'arrière dans la ***cavité infracapitulaire*** par le ***pharynx***.

Source : MNHN, Paris

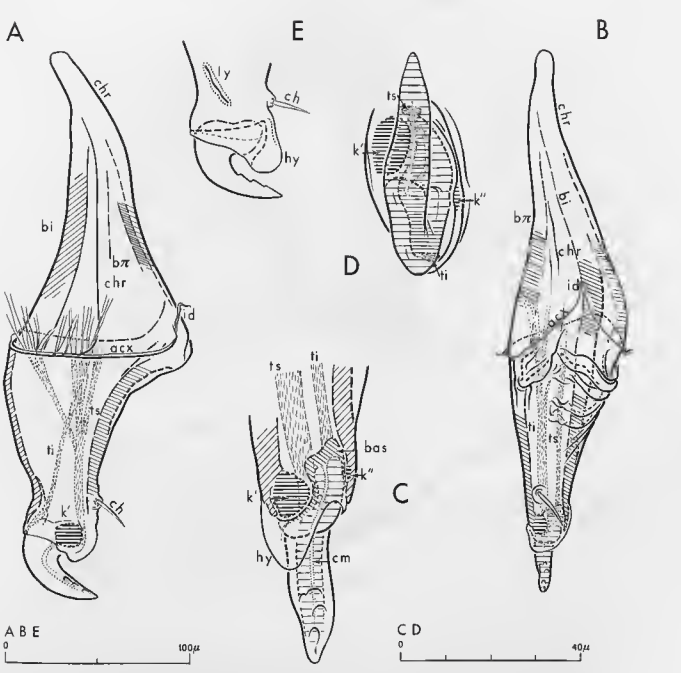


FIG. 27. — Chélicères gauches de *Microcaeculus steineri delamarei* n. sp. A : Vue de profil par la face paraxiale, montrant notamment — l'ouverture infraparaxiale de la chélorhize, entre les bords hyalins *bπ* et *bi* — et l'inégalité des tendons de l'apotèle; B : Vue dorsale où l'on note l'indentation *id* de la ligne *acx* et où l'on voit la forme de la chélorhize; C : Détail de l'extrémité distale de la chélicère en vue dorsale sur lequel on remarque l'inégalité des condyles *k'k"* et des tendons *ts* et *ti*, la forme noueuse de la racine du mors mobile et le caractère vestigial du corps basilaire *bas*; D : Vue frontale de l'extrémité de la chélicère montrant l'obliquité de l'axe *k'k"* et la torsion de la racine de l'ongle; E : Vue paraxiale de l'extrémité distale d'une autre chélicère montrant la lyrifissure; *acx*, ligne d'attache de la chélicère sur la gaine chélicérienne; *bi*, bord inférieur de l'ouverture de la chélorhize; *bπ*, bord paraxial de l'ouverture de la chélorhize; *bas*, corps basilaire; *ch*, poil du corps chélicérien; *chr*, chélorhize; *cm*, cavité médullaire; *hy*, processus hyalin; *id*, indentation dorsale de la ligne *acx*; *k'k"*, condyles; *ti*, tendons inférieur de l'apotèle; *ts*, tendon supérieur de l'apotèle.

Source : MNHN, Paris

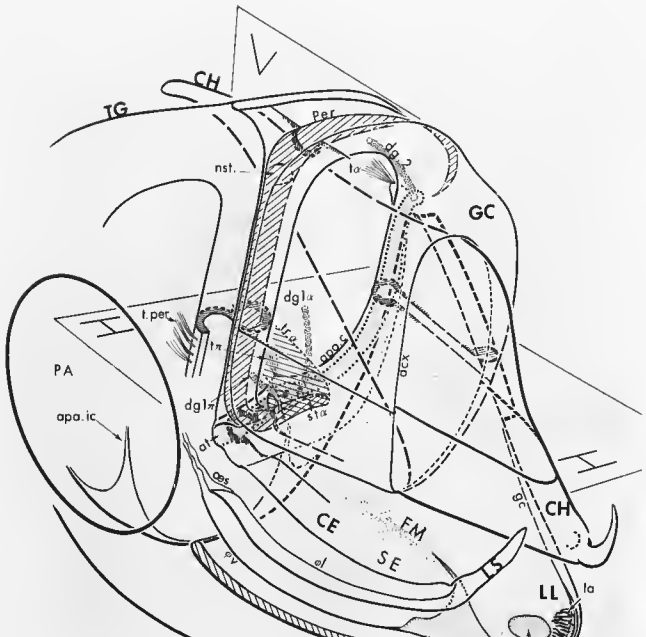


FIG. 28. — Représentation schématique du gnathosoma d'un *Caeculidae* (inspiré de *Microcaeculus*, avec quelques déformations préservant une relative clarté). On l'a imaginé coupé selon le plan sagittal et c'est la moitié gauche que l'on observe de l'avant légèrement de trois quarts et d'en haut. Quelques éléments de la moitié droite sont toutefois figurés pour nous permettre d'imaginer l'ensemble. L'ellipse représente l'ouverture du coxa palpien droit. Cette figure permet surtout de comprendre les relations spatiales qui existent entre les tænidies des gaines chélicériennes, lorsque ces dernières ont une position plus naturelle que sur la figure 25. Ce bloc est traversé par deux plans perpendiculaires dont nous avons figuré les tracés, au niveau des structures qui nous intéressent par des hachures horizontales pour l'un et verticales pour l'autre. Le plan horizontal est matérialisé en avant sur la chélicère par le trait qui la contourne en prolongeant la région hachurée. Ces plans de coupe font apparaître les tænidies, et sur la coupe verticale, on remarquera que le système trachéen débouche en avant du canal podocéphalique dont il est séparé par un simple repli. Ces traînées de pointillés sont destinées à matérialiser le cervix *CE*. On reconnaît, au-dessous, la moitié gauche du pharynx, et en avant les lèvres et les sclérites de la cavité prébuccale; le schéma montre enfin le mode d'insertion des chélicères qui sont attachées sur leur gaine et qui s'enfoncent profondément dans le corps par leur chélotrixe. L'emplacement du neostigmate imparfait est indiqué par *n. st.*; *apo. c*, apodème capitulaire; *apo. ic* apodème infra-capitulaire; *at*, sillon de l'épimère capitulaire; *CE*, cervix; *CH*, chélicère; *FM*, fossé chélicérien; *G C*, gaine chélicérienne; *la*, lacinures; *LL*, lèvre latérale; *LS*, lèvre supérieure (= labre); *nst.* néostigmate imparfait; *œ*, œsophage; *t. per*, tendons des péristrèmes; *tα*, tendons antiaxiaux de l'apodème capitulaire; *tπ*, tendons paraxiaux de l'apodème capitulaire; *trα*, tronc trachéen principal (antiaxial); *Sc. po. m.*, sclérite préoral moyen; *φl*, bord latéral du pharynx; *φv*, profil ventral du pharynx; *stα*, stigmate principal (antiaxial).

Source : MNHN, Paris

1) LE CERVIX

Le ***cervix*** rejoint le cadre chélicérien au niveau de la ligne *at* qui constitue sa limite postérieure. Vers l'avant, il s'étend jusqu'à la base du labre. Au cours d'un chapitre précédent nous avons donné les grands traits de sa structure chez les *Caeculidae*, lors d'un rappel de sa constitution générale chez les Acariens. Il convient de souligner maintenant quelques particularités.

Le cervix est une *mince membrane très souple et, chez les espèces à infracapitulum court*, comme *Caeculus* ou *Microcaeculus*, *son relief est atténué* ; les ***fossés chélicériens*** et la ***selle*** ne sont pas bien marqués. On les reconnaît toutefois très bien chez *Allocaeculus* dont l'infracapitulum affecte un certain prognathisme. On remarquera *l'absence d'orifices* comparables à ceux de la *glande infracapitulaire* des Oribates et aux ducti *dg*, et *dg'* d'*Otontoscirus* (Bdelle). Une structure, qui nous paraît originale, consiste en *un pli* qui *se détache des bords du canal podocéphalique* au début de sa section descendante, peu après le coude podocéphalique *cd*. Nous avons eu l'impression que le départ de cette ride s'effectue à l'endroit même où le tube du canal podocéphalique s'ouvre en gouttière. L'observation est malaisée, il faudra la reprendre. Ce pli *descend en décrivant une courbe et s'efface au niveau de la selle* qui s'est elle-même abaissée vers l'arrière. Elle constitue une arête qui barre transversalement l'arrière des fossés chélicériens. C'est en quelque sorte un seuil qui forme le bord antérieur d'une courte dépression transverse qui s'étend jusqu'au canal podocéphalique.

Chez *M. st. delamarei* n. ssp., le relief du cervix n'est pas très marqué, et on doit avoir recours à une observation frontale légèrement oblique pour le faire apparaître. Chez *Allocaeculus catalanus*, l'observation de ces accidents de surface ne présente pas de difficultés.

2) LES LÈVRES ET LE PHARYNX

La bouche des *Caeculidae* est entourée de trois lèvres :

= ***une lèvre supérieure impaire*** conique, ***le labre*** *LS* ;

= ***une paire de lèvres latérales*** *LL*, celles-ci sont comprimées transversalement, *concavo convexes*, déprimées sur leur face paraxiale. Elles *prolongent les parois internes du pharynx* et se rejoignent précisément à sa sortie à l'endroit même où la surface tégumentaire se sépare pour se continuer sur l'une et l'autre lèvre. *Un tel point de contact entre deux lèvres se nomme* ***commissure***. Il y en a trois :

— la ***commissure inférieure*** *Ji* entre les lèvres latérales ;

— les ***commissures supérieures*** *Js* et *Js'* qui se placent entre le labre et l'une des lèvres latérales.

Chez les *Caeculidae*, *elles ne sont pas situées dans un même plan*, *Ji étant plus en arrière* que les deux autres. Cette commissure inférieure se situe au niveau de l'extrémité postérieure de la ***fissure iufrabuccale*** *f. ib.* qui marque ventralement la séparation des faces externes des lèvres latérales. Le contact du labre et des lèvres latérales se fait de chaque côté, le long d'un sillon, la ***ligne commissurale supérieure***. Chez *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., le fond de ce sillon est fortement sclérotisé, il s'agit d'une ***induration commissurale*** *id. c. s* (fig. 29 A) qui *apporte* évidemment une certaine tenue et une *plus grande rigidité dans cette zone charnière*. *Cette sclérotisation s'étend sur les lèvres latérales* de chaque côté de la bouche et légèrement en arrière de la commissure inférieure. *Ces* ***sclérites oraux*** *sc. or* plus ou moins quadrangulaires, présentent un angle aigu vers l'avant et *portent deux taches claires* (perforations?) en boutonnière. Ces dernières marquent peut-être l'emplacement d'un organe des sens particulier. Le contact entre les lèvres latérales ne s'effectue pas en un seul point, au niveau de la commissure. Il existe une ***ligne commissurale inférieure*** *l. com. i* (fig. 30 A), mais celle-ci est *particulièrement courte* parce que les lèvres sont très comprimées et qu'elles s'affrontent

Source : MNHN, Paris

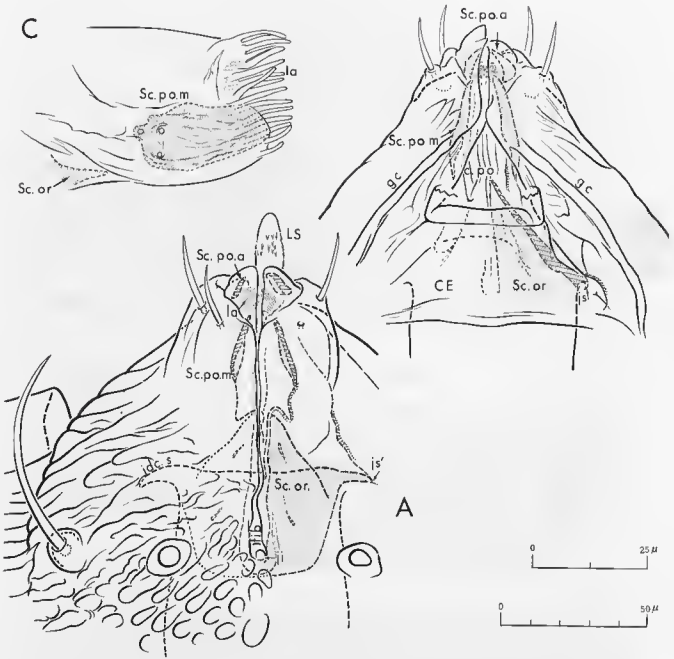


FIG. 29. — Extrémité antérieure de l'infracapitulum de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. A : Vue ventrale, destinée à montrer par transparence la disposition des pièces sclérotisées de la cavité préorale; B : Vue dorsale, le labre étant supprimé; C : Détail de la paroi interne de la lèvre gauche montrant l'extrémité du sclérite oral, le sclérite préoral moyen avec ses taches claires (perforations?) et les lacinures *la*. *CE*, cervix; *c.po*, cavité préorale; *f.ib.*, fissure infrabuccale; *gc*, grande carène; *idc. s*, induration commissurale supérieure; *Is*, *Is'*, commissures supérieures; *Ji*, commissure inférieure; *la*, lacinures; *LS*, lèvre supérieure, labre; *Sc. or*, sclérite oral; *Sc. po. a*, sclérite préoral antérieur; *Sc. po. m*, sclérite préoral moyen.

Source : MNHN, Paris

sur leur profil le plus étroit. Il convient de souligner son existence de façon à bien rappeler qu'une lèvre ne doit pas être assimilée à un limbe, car elle contient une cavité. La ligne commissurale inférieure est également renforcée par une induration qui a la forme d'une courte gouttière verticale.

L'ouverture du pharynx correspond à la ***bouche***. Elle est déterminée par le *plan qui passe par les trois commissures Ji, Js, Js'. L'espace compris en avant de la bouche* et entre les lèvres a *été nommé* ***cavité préorale***, *c. préo.* (fig. 29 B) par Van der HAMMEN (1966, p. 39 = *preoral cavity*). Chez les *Caeculidae*, elle est à la fois *vaste et complexe*. La paroi interne des lèvres qui est mince et souple présente, en plus du sclérite oral dû à l'extension de l'induration commissurale supérieure, un ***sclérite préoral moyen***, *sc. po. m.* de forme elliptique, un ***sclérite préoral antérieur***, *sc. po. a.* qui constitue un bord antérieur semi-mobile. Entre ces deux parties rigides, la paroi émet des expansions molles en forme de doigt, les ***laciniures*** *la* (terme adopté par GRANDJEAN à propos des *Smarisidae*, GRANDJEAN, 1947 c).

La figure 29 A donne par transparence, en vue ventrale, la *disposition d'ensemble* de ces différentes structures. Une coupe optique de la paroi souple qui les relie, montre que les surfaces sclérotisées sont inclinées sur le plan de symétrie. Cette disposition *en chevrons* détermine un rétrécissement de la cavité préorale au niveau du bord antérieur de chaque sclérite. Il s'agit peut-être d'un *dispositif de filtrage ou d'un système de valves*.

Le ***labre*** n'est pas moins complexe. Sa forme générale est conique, mais il est comprimé latéralement dans sa partie distale et sillonné de rides obliques courbes dans sa région moyenne. Ses faces ventrales et latérales sont *hérissées de pointes* aiguës dirigées obliquement en arrière et vers le bas. Elles permettent à l'animal d'*agripper la lèvre dorsale de la blessure infligée à la proie* par les crochets chélicériens. La traction du labre vers le bas est susceptible d'améliorer l'étanchéité de l'application de l'appareil de succion.

La rigidité et la mobilité du labre sont assurées par deux ensembles de muscles et de sclérites :

= Le ***sclérite du labre*** *sc. ls.* est une *pièce semi-cylindrique ventrale interne* qui émet dans sa région proximale et de chaque côté, un prolongement aigu latéral porteur de *tendons*. Ces derniers assurent la *rétraction du labre* qui est invaginable. Le tronc dans lequel il se retire correspond à sa base et se trouve défini par le ***sillon basal du labre*** *bls.*

= *Une baguette chitineuse court sous la face dorsale du labre le long de sa génératrice sagittale*, puis s'en détache vers sa base en effectuant un double coude. Celle-ci est hérissée de départs tendineux, et *se termine au sein d'une importante masse musculaire*. Cette pièce est susceptible de conférer au labre une certaine rigidité, mais surtout de lui faire effectuer divers mouvements. Nous le nommons ***levier du labre*** *lv. ls.*

Le pharynx présente une *section crescentiforme* (fig. 30 F) à *convexité ventrale. Sa face dorsale* est renforcée par un ***sclérite pharyngien*** sur lequel s'insèrent des *muscles élévateurs* qui sont attachés, à leur autre extrémité, à l'apodème capitulaire le long de la ligne *at.* Ils provoquent une *dilatation du pharynx* qui entraîne une aspiration. Ils *alternent avec des muscles transverses* qui s'insèrent sur le bord du sclérite pharyngien sans laisser de trace sur le squelette chitineux. Leur contraction accentue la concavité du sclérite, diminuant de ce fait le volume compris entre les deux parois du pharynx, dont le contenu se trouve chassé. On imagine très bien l'installation d'une onde de contractions qui refoule le liquide aspiré vers l'œsophage.

Une vue dorsale du sclérite pharyngien (fig. 29 D) montre des groupes irréguliers de tendons, et la surface du sclérite qui est ornée de mailles polygonales dont l'épaisseur est accentuée dans la région postérieure du pharynx où elles constituent de petites alvéoles (fig. 29 D, E, F).

CONCLUSIONS

La région antérieure du corps des *Caeculidae* mérite donc une attention particulière à bien des égards.

Cette étude constitue *la première analyse complète des structures complexes et compactes du sque-*

Source : MNHN, Paris

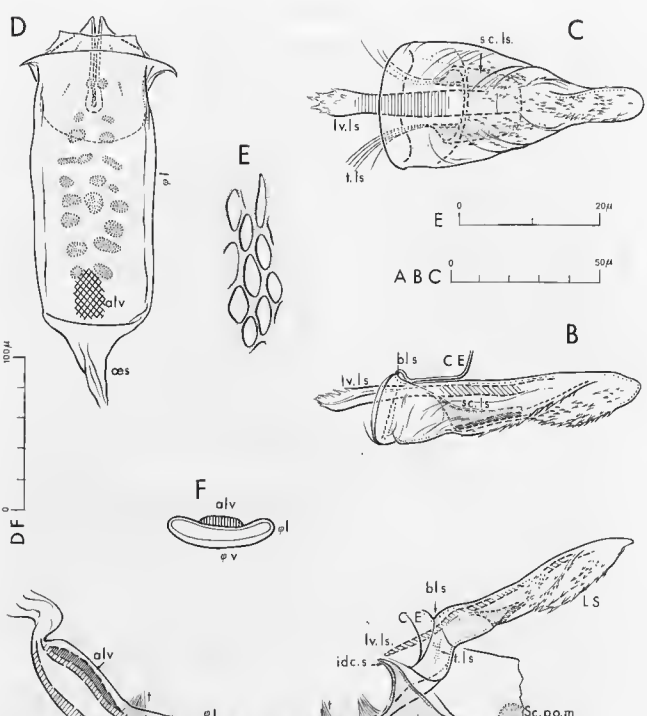


FIG. 30. — *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp.; Le pharynx et le labre. A : Vue latérale (côté droit) du pharynx et du labre, les lèvres latérales ayant été déliurées; B : Vue latérale du labre rétracté et isolé; C : Le même en vue ventrale; D : Vue dorsale du pharynx; E : Détail des épaississements alvéolaires de la partie postérieure du sclérite pharyngien (*alv* en D); F : Coupe optique transversale du pharynx au niveau des épaississements alvéolaires. *alv*, épaississements alvéolaires; *bls*, sillon basal de la lèvre supérieur (labre); *CE*, cervix; *i. com. i.*, induration commissurale inférieure; *idc. s.*, induration commissurale supérieure; *LS*, lèvre supérieure, labre; *lv. ls.*, levier du labre; *Sc. or.*, sclérite oral; *Sc. po. m.*, sclérite préoral moyen; *SE*, selle du capitulum; *t. ls*, tendons; *t. ls*, tendons du labre; *φd*, profil dorsal du pharynx; *φl*, bords latéraux du pharynx; *φv*, profil ventral du pharynx.

Source : MNHN, Paris

lette chitineux de la région antérieure du corps des Caeculidae : ***naso*** et ***gnathosoma***. Elle offre un exemple d'Acarien Prostigmate prédateur libre chez lequel subsistent de *nombreux traits primitifs* d'un intérêt indéniable. L'œil infère à cornée dorsale du *naso* est particulièrement curieux. Il représente certainement les *vestiges du ou des segments préchélicériens* qui se sont incorporés à la région frontale de l'aspidosoma et dont on a perdu la trace chez d'autres formes.

Nous avons tenté d'établir une homologie avec les structures des Oribates, parallèlement à l'exemple proposé par Van der HAMMEN chez *Hermannia convexa*. Les *poils rostraux* et l'*aire fenestrée* de ce dernier font songer respectivement aux poils *Po* et à la *cornée supérieure du naso* des *Caeculidae*. L'établissement d'homologies nous a conduit à appliquer aux *Caeculidae* certains éléments d'une terminologie qui avait été établie surtout pour les Oribates, et d'introduire de nouveaux termes désignant des structures fondamentales chez nos animaux.

Le ***canal podocéphalique*** *a fait l'objet, pour la première fois chez les Caeculidae, d'une description complète.* Il offre cinq ducti glandulaires, alors qu'habituellement, le nombre maximal est de trois. Des hypothèses ont été émises sur leur homologie.

Il a été montré que la plupart des genres de *Caeculidae* ne présentaient pas de vrais néostigmates et que leurs péritrèmes offraient en fait d'un bout à l'autre, l'aspect primitif d'une simple gouttière.

Le ***parcours de ces taenidies*** *était assez confus.* Nous *avons proposé un modèle théorique simplifié* susceptible de bien faire saisir les relations spatiales qui existent entre ces formations qui cheminent sur les téguments souples des gaines chélicériennes.

Le ***départ des troncs trachéens***, et la morphologie de leur stéréome, nous montrent peut-être une large invagination trachéenne primitive qui a persisté grâce à l'élaboration d'un *stéréome original* constitué par des pilliers de soutien. Quoiqu'il en soit, cette tendance à l'affaissement de la voûte trachéenne fait comprendre l'intérêt, et peut-être la cause du cloisonnement longitudinal qui aboutit à la différenciation de deux paires de stigmates chez certains Prostigmates.

L'***appareil de succion*** de ces prédateurs, que constitue le pharynx et la *cavité préorale*, a fait l'objet d'une étude détaillée. On a noté l'extension remarquable des indurations commissurales qui constituent de véritables sclérites, et l'existence de *sclérites préoraux* pour lesquels nous ne connaissons pas d'homologues.

La ***structure du labre*** et ses relations avec les masses musculaires voisines nous ont permis d'imaginer son rôle et son mécanisme.

Les ***chélicères*** ont fait l'objet d'une description, et nous nous sommes attaché à retrouver les éléments constitutifs fondamentaux de leur apotèle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE ONTOPHYLOGÉNÉTIQUE DES *CAECULIDAE*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

GÉNÉRALITÉS ET HISTORIQUE

Au cours de leur développement, nous verrons les *Caeculidae* passer par les *sept formes successives que* GRANDJEAN (1938) considère comme fondamentales chez les Acariens et qu'il *qualifie de* ***stases*** : la *prélarve*, la *larve*, les *proto*, *deuto*, *trinonymphes* et l'*adulte*. Selon sa définition, les squelettes chitineux de ces formes remarquables, diffèrent les uns des autres, sauf dans les cas extrêmes de régression, par des caractères de tout ou rien, ayant trait non seulement aux dimensions et aux proportions relatives, mais se manifestant surtout par la présence ou l'absence de détails chitineux ou d'organes parmi lesquels les phanères sont souvent en cause. Il convient toutefois d'écarter de cette définition les différences sexuelles et les mues de croissance des adultes, ces dernières étant, semble-t-il, inconnues chez les Acariens actinochitineux. Il faut donner à cette succession de stases, la valeur d'*une véritable métamorphose* même si la similitude apparente de ces formes successives ne nous incline pas à y voir des transformations aussi profondes. Il se trouve que *chez les Acariens, le passage d'un niveau donné au suivant est marqué par le rejet du tégument de la stase précédente*.

On peut donc, pour être précis, considérer que le *passage d'une stase à l'autre s'effectue au moment où le tégument de l'ancienne stase se délamine*. Ce phénomène qui correspond à la séparation du corps des couches externes de son ancienne enveloppe précède l'élaboration de la cuticule de la nouvelle stase. *L'éclosion* ne serait *pas un bon repère*, car elle n'intervient qu'après le début de la formation de la nouvelle stase et peut être considérablement *retardée, voire même ne pas avoir lieu*. Les *Caeculidae* nous montreront précisément ces deux phénomènes. Le *retard* se remarque au stade pupal, au cours duquel la nouvelle stase parfait son organisation, rétractée, à l'intérieur de l'exuvie. Quant à l'*absence d'éclosion* elle a lieu chez des stases inertes, les *calyptostases*, que d'étranges phénomènes de régression ont rendues incapables de se mouvoir.

La succession des *stases* qui jalonnent la vie d'un *Caeculidae* n'avait pas encore *donné lieu* à une étude complète. Jusqu'à une époque récente, les stases immatures de ces Acariens étaient très mal connues et n'avaient fait l'objet que de *mentions sporadiques*.

C'est VITZTHUM qui figura pour la première fois, en 1933 une larve de *Caeculidae* qu'il attribua à une espèce dont il décrivit l'adulte trop sommairement : *Caeculus willmanni*. La description de cette larve fut elle-même entachée d'une erreur, relative aux poils bothridiques *bo*, que GRANDJEAN signala en 1944. Reprenant les préparations de VITZTHUM, FRANZ (1952) nous fit enfin connaître l'adulte qu'il rangea dans le genre *Procaeculus* Jacot 1936. L'opacité de la préparation typique ne lui permit toutefois pas de nous donner une description suffisamment détaillée. Cet adulte différait alors si singulièrement de la larve que lui attribuait VITZTHUM qu'il semblait logique de conclure avec Franz (1952) qu'elle ne lui correspondait certainement pas. En fait, nos connaissances sur le genre *Procaeculus* étaient vraiment indigentes, l'espèce type *P. bryani* Jacot 1936 n'étant pour ainsi dire pas décrite. Une révision s'imposait. Le type de *P. bryani* nous fut confié[1] et fit l'objet d'une redescription (COINEAU, 1967). Nous eûmes enfin la chance de pouvoir examiner après éclaircissement le matériel de VITZTHUM[2] (COINEAU, 1969) : *Caeculus willmanni* Vitzthum 1933 doit bien être rangé dans le genre *Procaeculus* comme l'a proposé FRANZ en 1952. D'autre part, la larve décrite par VITZTHUM appartient sans conteste à une espèce du genre *Procaeculus*, et nous sommes persuadé qu'elle est bien celle de *Procaeculus willmanni* (Vitzthum) 1933. L'identité de la première forme immature connue chez les *Caeculidae* nous paraît donc ainsi rétablie.

Par la suite les immatures furent décrits pour la plupart isolément; *Caeculus pisanus* André 1936 n'est d'ailleurs

1. Nous tenons à remercier bien vivement le Dr. E. H. BRYAN Jr. et le Dr. N. A. WILSON qui ont eu l'extrême obligeance de nous confier et de nous laisser préparer ce précieux matériel du Berenice P. Bishop Museum de Honolulu, Hawaii.

2. Le Dr. E. POPP nous a permis d'examiner dans de bonnes conditions ce matériel typique déposé dans la Zoologische Sammlung des Bayerischen staates de Munich. Qu'il soit assuré de toute notre gratitude.

Source : MNHN, Paris

connu qu'à l'état larvaire. Dans sa « Revision der *Caeculidae* » Franz (1952) représente la larve de *Caeculus echinipes crosbyi* Jacot 1936 et une nymphe de *Allocaeculus spinosissimus* Franz 1952. En 1958, Higgins et Mulaik figurent, au cours de la description de *Caeculus tibettsi*, la larve de cette nouvelle espèce, et c'est en 1954 qu'ils nous font connaître une nymphe de *Caeculus tipus* Mulaik et Allred 1954. *Ces divers auteurs se sont donc limités à la description d'une stase par espèce.*

Par contre, en 1936, Jacot étudia des nymphes de *Caeculus laoshanensis* Jacot 1936 (N 1, N 2), de *C. sinensis* Jacot 1936 (N 1, N 2, N 3) et de *C. sinensis taishanicus* Jacot 1936 (N 3), et établit quelques comparaisons avec les caractères des adultes. De son côté, en 1944, Grandjean fit état d'observations sur les adultes et les immatures de *Caeculus liguricus* mais ne put entreprendre l'étude de son développement faute de matériel suffisant. Enfin Nevin (1945) consacra une publication aux « Immatures forms of *Caeculus pettiti* » dans laquelle il analysa les caractères de la larve et de la protonymphe.

Aidé à la fois par la chance et l'efficacité de l'extraction à la fumée de tabac (voir chap. Techniques de récolte), nous nous trouvâmes en possession d'un *matériel complet* et suffisamment *abondant* pour envisager l'*étude du développement postlarvaire* de *Allocaeculus catalanus* Franz 1954. Nos observations furent exposées dans deux notes, la première concernant le corps (Coineau, 1963), la seconde traitant des appendices (Coineau, 1964). Cette étude fut faite *dans l'optique de la morphologie comparée et de la chétotaxie évolutive* suivant les méthodes préconisées par F. Grandjean.

Ces travaux ne pouvaient offrir un véritable intérêt que dans la mesure où il était possible de les comparer tout d'abord à des *études parallèles* effectuées *sur d'autres genres de la famille*. C'est dans ce but que nous publiâmes (Coineau, 1966) une étude du développement postlarvaire de *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952. Par la suite (Coineau, 1967), la description d'une nouvelle espèce, *Neocaeculus luxtoni*, Coineau 1967, appartenant à un nouveau genre de la région australienne, fut pour nous l'occasion d'enrichir cette série d'une nouvelle étude similaire. Tout récemment enfin (Coineau et Enns, 1969), le développement postlarvaire de *Neocaeculus knoepfleri* n. sp. fut brièvement comparé à celui de *N. luxtoni*.

Nos connaissances sur le développement des *Caeculidae* comportaient en fait, encore une grosse lacune : les deux premières stases, l'œuf et la prélarve demeuraient inconnues. Grâce à des élevages en laboratoire, *nous avons obtenu la ponte, la prélarve, et la larve de trois espèces : Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 ; *M. steineri delamarei* n. ssp., lapidicole ; *Caeculus echinipes* Dufour 1832, lithoclasique. L'étude de ces premières stases fera l'objet du prochain chapitre.

Le suivant sera consacré au développement postlarvaire, et s'ordonnera autour de *Caeculus echinipes* Dufour 1832, qui a l'avantage d'être à la fois le type de la famille et le représentant d'un genre dont l'étude du développement postlarvaire n'avait pas encore été faite. Nous nous proposons, autour de ce motif central, de dégager à travers une analyse comparative des documents publiés ou inédits, les principaux traits du développement postlarvaire, de l'ectosquelette et de la chétotaxie des *Caeculidae*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

LA PRÉLARVE STASE INITIALE GLABRE ET INERTE

I – PONTE ET DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Chez beaucoup d'Acariens, le corps des femelles, traité à l'acide lactique, nous permet d'apercevoir des œufs dont les coques vidées ont résisté à l'agent éclaircissant. Certaines espèces montrent même des *œufs chez lesquels le développement est très avancé*, c'est par exemple le cas des *Phthiracaridae* (Oribates) Grandjean 1940. Malgré de très nombreuses observations, complétées par des dissections et des coupes histologiques, nous n'avons *jamais eu la chance* de remarquer dans le corps d'une femelle un œuf apparemment prêt à être pondu.

D'autre part, la larve est la stase active la plus jeune. La *prélarve* qui la précède *est une* ***calyptostase*** *forme inerte* absolument incapable de se libérer des enveloppes de l'œuf. La récolte à vue n'ayant donné aucun résultat, et l'*extraction au Berlèse* étant alors inévitablement *inopérante*, nous avons eu recours aux élevages pour obtenir ces deux premières stases inertes.

A – TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Pour avoir la ponte, nous avons préféré limiter le plus possible la durée de la période de captivité afin de ne pas introduire éventuellement un handicap supplémentaire, de nature alimentaire. L'élevage de microprédateurs, provenant de milieux extrêmes, présente, en effet, de multiples difficultés sur lesquelles nous ne nous étendrons pas.

L'époque qui nous parut *la plus favorable* fut celle des mois de *mai, juin, juillet*, au cours desquels les femelles ont un abdomen particulièrement distendu.

Il fallait, ensuite, leur *offrir un substrat de ponte convenable*, rappelant les éléments du milieu et soumettre l'ensemble à des *conditions hygrométriques et thermiques variées*, situées dans l'éventail de celles qui sévissent dans leur biotopes. Il convenait, enfin, de proposer à ces animaux une *abondante nourriture vivante*.

Les *Caeculidae* ne présentent tout de même pas que des inconvénients lorsqu'on envisage de les maintenir en captivité. En plus de leur étonnante résistance au jeûne et à la sécheresse, ils ont pour nous l'avantage de déraper sur les surfaces lisses et dures telles que le verre ou certaines matières plastiques. Une cellule d'élevage à parois lisses, subverticales, peut rester ouverte sans qu'on ait à craindre les évasions, et dans de telles conditions le développement de moisissures est moins fréquent. Par contre, le fond de la logette doit être rugueux, aéré, et bien fermé.

Source : MNHN, Paris

Les *creusets filtrants à verre fritté répondent particulièrement bien à ces exigences. Les cellules furent aménagées de deux façons différentes* afin de convenir aux formes sabulicoles, d'une part, et lapidicoles ou lithoclasiques, d'autre part.

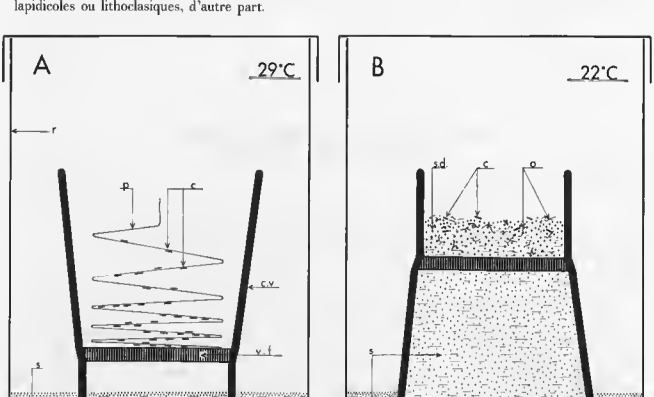


FIG. 31. — Cellules d'élevage. A : Pour les espèces lapidicoles et lithoclasiques : *Caeculus echinipes* et *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp.; B : Pour *Microcaeculus sabulicola*, *Caeculidae* sabulicole du littoral. *c*, *Caeculidae*; *cv*, cellule lisse à verre fritté; *o*, matières organiques servant de nourriture à la microfaune compagne; *p*, papier filtre en accordéon; *r*, récipient hermétique transparent; *s*, sable de Fontainebleau imbibé d'eau; *sd*, sable dunaire; *vf*, fond en verre fritté.

— ***Pour l'espèce sabulicole*** *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 (fig. 31 B) des plages de Canet et Saint-Cyprien, le fond de verre fritté fut recouvert d'une couche de 15 mm environ de sable prélevé dans ces stations. Ce sable était déposé du côté du compartiment le moins profond pour faciliter les examens au microscope stéréoscopique. Cette cellule, placée sous un appareil de Berlèse, *reçut une grande quantité de microarthropodes* provenant d'un important prélèvement *de sable dunaire*. Après avoir éliminé les animaux susceptibles d'apporter quelques perturbations, nous y avons déposé des grains de *levure de boulanger* destinée à servir de nourriture aux abondantes populations de Collemboles. L'imitation de ce milieu dunaire littoral nécessitait, en outre, l'établissement d'un *gradient d'humidité* rappelant ce que l'on trouve rapidement lorsqu'on s'enfonce dans le sable du lido. Le compartiment inférieur du creuset filtrant fut alors rempli de sable de Fontainebleau humide, et enchassé sur le contenu d'une boîte remplie de ce même sable imbibé d'eau. Par capillarité, on obtient ainsi une certaine humidité au niveau des couches inférieures de la cellule d'élevage alors qu'en surface, les grains de sable secs gardaient leur mobilité. Ces élevages réalisés au cours de la 2e quinzaine du mois de mai, furent placés sur la paillasse de notre Laboratoire où la température ambiante oscillait à cette époque *entre 21° et 23°C*.

Quant aux espèces à mœurs lapidicoles comme *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., ***ou lithoclasiques*** telles que *Caeculus echinipes* Dufour, de multiples essais nous ont conduit à adopter un aménagement commun fort simple (fig. 31 A). La cellule d'élevage destinée à ces animaux correspondait au compartiment le plus profond dans lequel nous avions placé une bande de *papier filtre en accordéon*. Ce papier filtre, sur lequel les animaux pouvaient s'agripper augmentait la surface de l'élevage tout en satisfaisant les besoins thigmotactiques de nos hôtes. Il suffisait enfin d'étirer l'accordéon pour avoir rapidement une vue d'ensemble de l'élevage. De telles cellules furent placées dans des conditions

Source : MNHN, Paris

thermiques, hygrométriques et d'éclairement variées. Celles dans lesquelles nous avons obtenu les pontes étaient enfermées *dans un récipient transparent hermétique* dont le fond était garni d'une couche de *sable de Fontainebleau humide*. Ce sable n'était toutefois pas en contact avec le verre fritté du fond de la cellule. Le tout enfin fut mis dans une *étuve à paraffine*, à porte vitrée, dont la température se tenait *entre 28° et 30° C*. Les récipients étaient enfin aérés à l'occasion de contrôles bi-quotidiens.

B – LES ŒUFS

Les œufs des trois espèces chez lesquelles nous avons obtenu la ponte *sont très semblables*. Ils sont pratiquement de la même taille et leur nombre varie sensiblement d'une espèce à l'autre. Comme chez la plupart des Acariens Prostigmates, ils sont *déposés en grande quantité*. Leur masse est considérable si l'on tient compte du volume de la femelle qui les a pondus. *Une substance* grumeleuse, gluante, *les maintient en paquet*, et assure leur adhésion au substrat. Les grappes ainsi constituées sont en nombre variable. Celles de *M. sabulicola* comptaient de 15 à 40 œufs alors que chez *M. st. delamarei* n. ssp., il y en avait couramment plus du double, 80 à 100. Ces masses d'œufs ne correspondent pas à des pontes collectives, mais proviennent d'une seule femelle. Nous avons eu l'occasion d'observer un soir, une femelle de *M. st. delamarei* n. ssp., en train de pondre. La masse était déjà importante. L'arrière du corps extrêmement comprimé était rétracté et comme vidé de sa substance. Les volets anaux et génitaux se trouvaient alors redressés et dirigés obliquement vers l'arrière. L'ovipositeur relativement court était dévaginé. Les œufs expulsés poussaient les précédents auxquels ils adhéraient grâce à la substance gluante encore humide dont ils étaient enduits. Il se constituait ainsi une chaînette qui, retenue par la masse déjà pondue, se ployait en lacets irréguliers pour constituer une grappe semblable à celles dont il fut question précédemment. Les manipulations auxquelles fut soumise la femelle n'interrompirent pas pour autant la ponte qui continua régulièrement au rythme d'un œuf à la minute. Dans les cellules d'élevage, *les pontes de cette espèce étaient généralement déposées sur le fond*. Toutefois, dans l'une d'elles, où nous avions placé un caillou les œufs furent collés en surplomb. Il n'est pas impossible que ce soit leur emplacement normal, et que le substrat ait joué un rôle car, dans la nature, ces Acariens se trouvent le plus souvent à la face inférieure des pierres des éboulis. Ce choix est très net lorsqu'ils désirent être au sec en période de pluie. Malheureusement jusqu'alors nous n'avons pas réussi à trouver de ponte dans les milieux que cette espèce peuple pourtant abondamment et où l'on rencontre des individus de tous âges.

***Les grappes d'œufs**, fraîchement pondues, sont orangées*. Au cours du *développement* embryonnaire et post-embryonnaire, elles deviennent *progressivement grisâtres* (Pl. 2 C) par suite de la résorption de la masse vitelline et surtout en raison de l'interposition de lames d'air entre les divers téguments et membranes.

***Les œufs** des trois espèces* considérées *sont sub-sphériques*. Examinés à la loupe binoculaire, ils font penser à de minuscules oranges dont ils ont le grain de peau. Cet aspect est dû à la substance adhésive qui les recouvre irrégulièrement en constituant une *multitude de granules* à travers lesquels filtre la couleur orangé de la masse vitelline. La répartition de cette substance est non seulement irrégulière, mais également lacunaire. Elle est particulièrement abondante aux points de contact entre les œufs où elle joue le *rôle de ciment*.

De ces trois espèces, les œufs les plus gros sont ceux de *Caeculus echinipes* avec 250 µ de diamètre. Ils sont par contre les moins nombreux. Chez *M. st. delamarei* n. ssp., ils mesurent 220 µ et 170 µ seulement chez *M. sabulicola*.

L'enveloppe de l'œuf** est constituée de deux membranes minces absolument lisses* et étroitement appliquées l'une contre l'autre. La plus interne constitue la véritable paroi de l'œuf ou ***membrane ovulaire, et il convient probablement d'assimiler l'autre à ce que GRANDJEAN a nommé ***chorion*** chez *Pseudotritia ardua* (Koch) (Oribate *Phthiracaridae*).

L'examen attentif de ces deux membranes ne nous a révélé aucune structure particulière rappelant par exemple le mamelon polaire de l'œuf de *Balaustium florale* GRANDJEAN (1956 d, p. 136, fig. 1).

Source : MNHN, Paris

La membrane ovulaire est nettement plus mince que l'autre. Elle est parfaitement *transparente* et c'est à travers elle que nous avons pu suivre les dernières phases de l'embryogenèse.

Le chorion est plus *épais, très faiblement coloré* d'un gris jaunâtre. Chez *C. echinipes*, on devine une ponctuation qui lui donne l'aspect d'une coquille d'œuf de poule.

Lorsque l'œuf se fend *sous la pression qu'exerce la prélarve, la coque se divise en deux valves* dans l'entrebâillement desquelles on aperçoit la peau ridée de la prélarve. *La fente de déhiscence est nette*. La perfection de son tracé laisse supposer qu'il s'agit là d'une ligne de moindre résistance *préparée à l'avance* dont aucune structure toutefois ne laissait supposer la présence. L'une des valves est dorsale, l'autre ventrale.

C – BREF APERÇU SUR L'ÉVOLUTION DES ÉBAUCHES APPENDICULAIRES

L'étude de l'embryogenèse des Acariens est une affaire de spécialistes, et notre contribution dans ce domaine sera très modeste. *Nous avons simplement suivi, à travers la membrane ovulaire, le développement des appendices à partir de leurs ébauches*. Nous avons figuré les stades qui nous ont semblé utiles pour reconstituer le film de cette croissance. Nous avons établi ainsi une *table du développement* dans les conditions qui furent favorables à leur ponte, *soit 29° C* à saturation. Il ne s'agit donc là que d'une *approche très élémentaire* qui mériterait, à bien des égards, d'être reprise avec les méthodes d'étude propres à l'embryologie. Le caractère primitif des *Caeculidae*, associé à une assez bonne taille, devrait en faire un *matériel de choix pour l'étude de l'origine embryologique du naso*, par exemple. De telles études seront toujours très délicates chez les Acariens car il s'agit de l'embryogenèse de la prélarve dont les caractères régressifs apportent une fâcheuse discontinuité dans la morphogenèse.

La ponte d'une masse d'œufs s'effectuant en une heure environ, nous avons estimé que dans le cadre de ces observations nous pouvions considérer que tous les œufs de la même grappe avaient le même âge. Nous avons examiné chaque jour plusieurs œufs de quelques pontes décalées dans le temps, et avons constaté qu'ils suivaient à peu de choses près, la marche que nous proposons sur les figures 2 et 3. Il s'agit là du *développement de Microcaeculus st. delamarei* n. ssp. :

— Dès le *5e jour* (fig. 32 A, B et C) les ébauches appendiculaires constituent des bourgeons bien développés qui se succèdent de chaque côté en arrière de l'ouverture buccale.

— Le *6e jour* on note que les chélicères et les palpes occupent secondairement une position préorale. Les appendices sont coudés et disposés régulièrement en chevrons.

— C'est le *7e jour* (fig. 33, 7 J) que débute la *mise en place des P. I* qui sont géniculées en avant vers le plan sagittal et prêtes à se glisser sous les autres.

— Le *8e jour* la croissance des appendices conduit à la curieuse disposition, figurée en 8 J.

— Le *9e jour* on assiste au *début de la sécrétion de la cuticule* qui se manifeste par l'apparition des épines latérales et des rides des pattes. Ces dernières prennent un aspect satiné. La masse vitelline est encore très importante et dessine des lobes bien marqués aux niveaux des coxae des pattes.

— Le *10e jour*, l'ornementation se précise et l'étude dont il sera question dans le prochain chapitre a porté sur des prélarves de 11 et 12 jours.

Source : MNHN, Paris

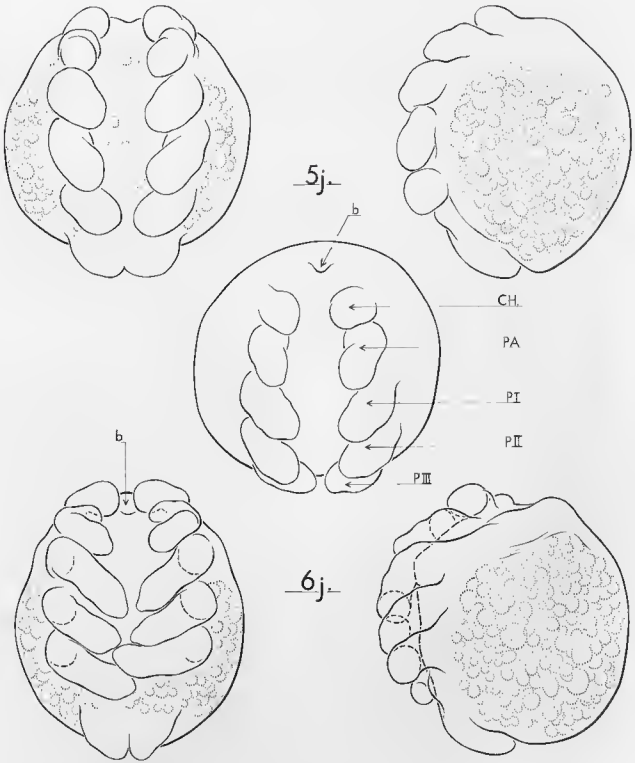


FIG. 32. — Développement des ébauches appendiculaires chez *Mirracaeculus steineri defiannrei* n. ssp. :
— à gauche, face ventrale ;
— à droite, vue latérale ;
— au centre, vue générale légèrement oblique pour montrer la bouche *b* ;
Les trois figures du haut correspondent à l'état de l'embryon 5 jours après la ponte et 6 pour les deux du bas. *b*, bouche ; *CH*, chélicère ; *PA*, palpe ; *PI*, *PII*, *PIII*, les trois premières paires de pattes.

Source : MNHN, Paris

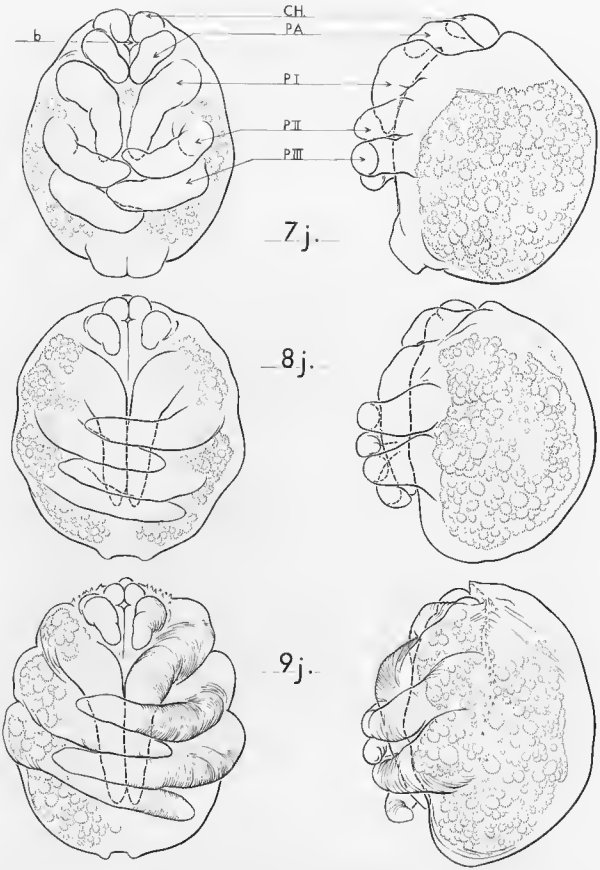


FIG. 33. — Développement des ébauches embryonnaires chez *Microcuculus steineri delamarri* n. ssp. (suite de la figure 32). 7e, 8e et 9e jours après la ponte.

Source : MNHN, Paris

II – LA PRÉLARVE

A – INTRODUCTION

Bien que pourvu d'appendices, l'animal ainsi construit est *condamné à l'immobilité*. Une observation rapide nous apprendra d'ailleurs qu'il est *dépourvu de poils* et que ses *appendices* offrent un caractère *rudimentaire*. Cette stase qui succède à l'œuf, et que l'on qualifie de *prélarve* est *immobile, chez tous les Acariens étudiés. Chez certains d'entr'eux*, tels que les Oribates supérieurs (*Galumnidae* : *Pilogalumna allifera* Oud. d'après GRANDJEAN (1962 b) et les *Erythraeides*, *Balaustium florale* fig. 34 (d'après GRANDJEAN, 1956 d) *elle se réduit à une enveloppe chitineuse lisse ou ridée* sur laquelle on distingue difficilement quelques structures. Le terme de ***deutovum***, qui qualifie parfaitement ces formes,

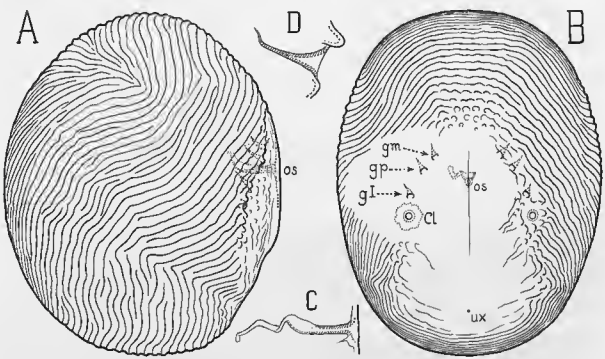


FIG. 34. – *Balaustium florale* Grandj. (Erythraeïde), prélarve. A : (× 310), latérale, c'est-à-dire projetée sur son plan de symétrie; B : (× 310), ventrale, projetée sur un plan perpendiculaire au plan de symétrie, avec la bouche *os* au milieu; C : (× 1360), un des 6 vestiges des canaux excréteurs des glandes coxales. Pour les figures C et D l'orientation est celle de A (d'après GRANDJEAN, 1956 d). Cette prélarve, oviforme, extrêmement régressive, montre tout de même trois paires de minuscules entonnoirs, *gm*, *gp* et *gl* qui selon GRANDJEAN, ne peuvent avoir appartenu qu'à des glandes coxales.

les apparente aux œufs dont elles n'ont en fait que l'aspect. On aurait cependant de grosses difficultés à imaginer que les minuscules *accidents chitineux* qui s'insèrent discrètement sur le tégument, représentent en fait des *vestiges d'appendices ou d'organes*, si le vaste éventail des familles d'Acariens ne nous conduisait insensiblement d'un objet ovoforme à une prélarve hexapode pourvue de poils et à laquelle il ne manque pour ainsi dire que le mouvement. De telles formes se rencontrent précisément dans les groupes d'Acariens primitifs tels que les *Palaeacaroïdes* (*Palaeacarus histricinus*, LANGE,

Source : MNHN, Paris

1960) ou chez les *Endeostigmata* (*Lordalycus peraltus*, GRANDJEAN 1938 c, fig. 3). On est en droit de supposer avec GRANDJEAN (1938 b), qu'*à l'origine, cette stase était semblable aux suivantes*, c'est-à-dire active, et qu'elle se nourrissait ; qu'elle était normale, en quelque sorte. Elle fut alors frappée par d'étranges phénomènes de régression qu'il convient d'attribuer à l'inhibition et que l'on distinguera des phénomènes généraux de l'***Evolution régressive***. Cette dernière, qui affecte entr'autres les adultes, se manifeste par une *action régulière et suivie* d'une stase à l'autre. ***L'inhibition***, *au contraire, a une action capricieuse, sporadique et temporaire*. Certaines stases sont affectées, alors que d'autres sont épargnées sans motif apparent. Il suffit *pour concrétiser* ce phénomène, de se remémorer le *développement d'Allothrombium fuliginosum* Herm (fig. 37). Il passe à trois reprises, d'une stase inerte fortement régressive à une stase active normale : œuf – prélarve (inerte) – larve (hexapode active) – protonymphe (inerte) deutonymphe (tétrapode active) – tritonymphe (inerte) – adulte (tétrapode actif).

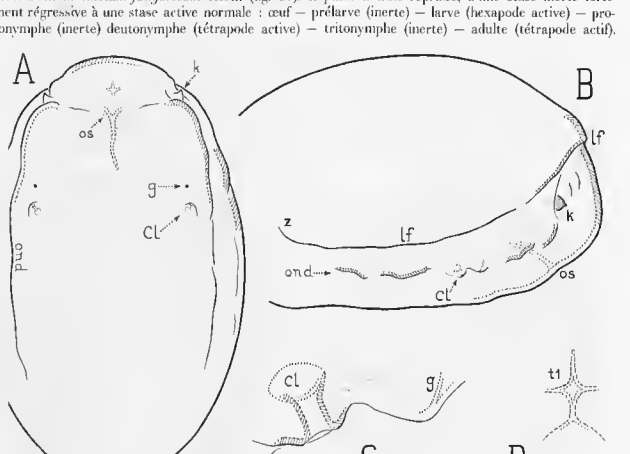


FIG. 35. – *Rhopalomma alliferа* (Oud.) (Oribate), prélarve. A : (× 465), de dessous; B : (× 465), latérale; C : (× 3440) l'Organe de Claparède et la marque *g*, plus grossi, la prélarve étant projetée latéralement comme en B; D : (× 1720) vestige du renflement *te* devant le vestige *as* de la bouche ramenée en A, plus grossi (d'après GRANDJEAN, 1962, fig. 5). C'est un exemple de prélarve particulièrement atteinte par l'inhibition calyptostatique : elle est ovifurme et dépourvue de tout vestige d'appendice. Le renflement *d*, en as de carreau, correspond vraisemblablement à celui qui sépare les chélicères des palpes. Quant au filament qui aboutit au point *g*, GRANDJEAN l'assimile au ductus de la glande coxale 1, en raison de sa position par rapport à l'Organe de Claparède *Cl*.

Pour qualifier les *stases fortement affectées* par ce phénomène d'*inhibition*, telles que les prélarves de tous types ou les proto et tritonymphes d'*Allothrombium*, GRANDJEAN (1938 a, p. 2) *a proposé le terme de* ***calyptostase*** (καλυπτός voilé, et στάσις). Tout en étant d'un usage plus commode, cette dénomination a d'ailleurs une *portée* à la fois *plus générale et plus précise que* celles qui constituaient *la terminologie de HENKING* (1882, p. 596-597). Ce dernier auteur s'est plus *attaché à définir des périodes* du développement qu'à décomposer une ontogenèse perturbée en ses éléments fondamentaux que sont les stases. Comme le montre le tableau de la figure 37, les « stadium » de HENKING corres-

Source : MNHN, Paris

pondent à la première phase de la formation de la stase libre dans l'exuvie, de la stase inerte qui l'a précédée.

Le qualificatif calyptostatique peut au contraire s'appliquer indifféremment à toutes les stases immatures, ce *qui* présente l'avantage de souligner le fait que ces formes *procèdent toutes d'un même phénomène* : l'***inhibition calyptostatique***. Il est d'autre part plus précis, car lorsque l'on parle de *protonymphe calyptostatique on établit une homologie avec une stase active* que l'on trouve au cours d'une ontogenèse de type plus primitif. Cette appellation ne désigne toutefois pas l'ensemble de l'objet immo-

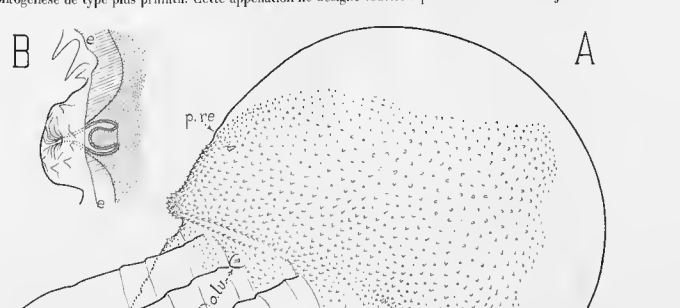


FIG. 36. — Prélarve d'*Auxytis* sp.; A : (× 255), orientation latérale; les aspérités superficielles ne sont pas représentées sur les pattes; B : (× 1363), organe larvaire dans une orientation peu différente de la précédente; à gauche de la ligne *ee* on a représenté la surface qui forme une protubérance au sommet de laquelle s'ouvre une fente; la fente conduit à une cavité à parois minces dont le fond est occupé par une papille arrondie; à droite de la ligne *ee* on suppose que l'organe est coupé par un plan passant par l'axe de la papille; la cuticule est couverte en coupe par des hachures; elle est continue et sans orifice; celle qui forme la paroi générale du corps est épaisse (d'après GRANDJEAN, 1938 b, fig. 2). On remarquera la disposition particulière des pattes et les vestiges de leur segmentation. Ce dernier caractère, ainsi que la présence du poil *p. re* sont indéniablement des caractères primitifs. Le sillon latérodorsal ressemble beaucoup à celui des prélarves de *Caeculidae*.

bile dont l'enveloppe externe correspond à l'exuvie de la stase précédente, mais l'animal fortement inhibé qui se trouve à l'intérieur. Sous le tégument de ce dernier, soit sous la seconde enveloppe, on peut apercevoir la stase suivante en formation. Dans le cas d'une *protonymphe calyptostatique*, il s'agit du « *Nymphophanstadium* » de HENKING. Dans ces conditions, l'exuvie de la *calyptostase* est appelée ***apoderme***, terme créé par HENKING (1882, p. 596 ἀπόδερμα τό = detracta pellis).

Le domaine de l'inhibition calyptostatique ne se manifeste pas brutalement par l'existence de stases inertes fortement régressives. On y accède par degrés. La larve de *Rhagidia* (GRANDJEAN, 1945 a) présente une régression chélicérienne propre à cette stase, chaque mors ayant perdu le poil hypertrophié, dont le rôle est essentiel dans la manducation. Ce phénomène se retrouve chez la larve de *Labidostoma luteum* (GRANDJEAN 1942 g) où la régression atteint en outre la bouche et des organes sensoriels importants. Les yeux sont absents et les trichobothries prodorsales réduites à l'état de vestiges. Cette *larve qui ne peut pas se nourrir* a une période d'activité très courte. De telles stases, que l'on peut considérer comme des *candidates à l'état calyptostatique parfait*, ont été qualifiées par GRAND-

Source : MNHN, Paris

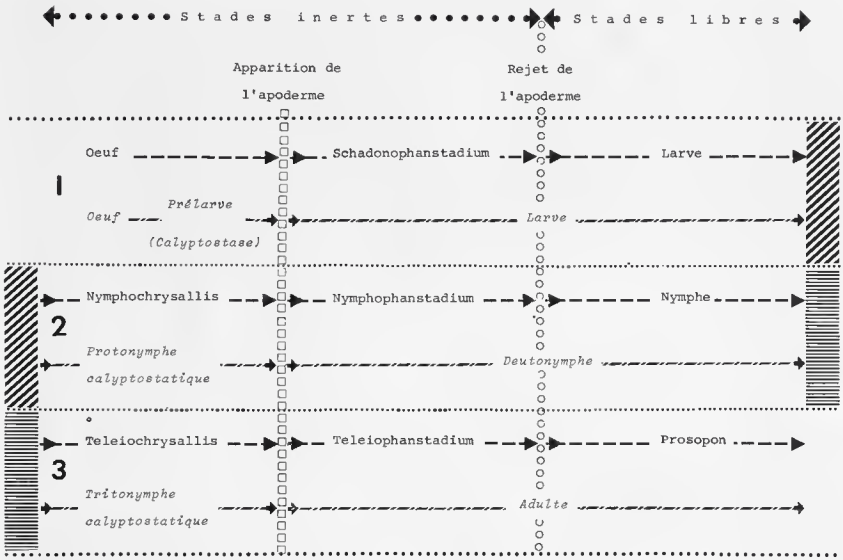


FIG. 37.

Source : MNHN, Paris

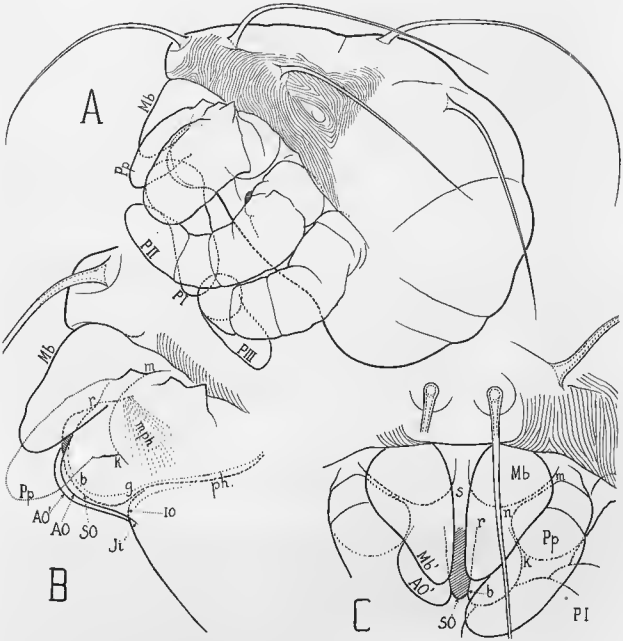


FIG. 38. — Prélarve de *Lordalycus peraltus*, GRANDJEAN 1938. A : (× 325), vue latéralement; B : (× 850), capitulum vu latéralement; la projection n'est pas tout à fait perpendiculaire au plan de symétrie; on suppose le palpe enlevé, sauf à sa base; le contour de la partie enlevée est en trait ponctué; C : (× 850), capitulum vu de l'avant. *Mb*, mandibule; *Pp*, palpe; *PI*, *PII*, *PIII*, pattes; *mph*, muscles aspirateurs agissant sur la paroi dorsale du pharynx; *p.*, pharynx. Sur les figures B et C la portion de la protubérance supranorale *SO* qui est directement visible est couverte de hachures (d'après GRANDJEAN 1938, fig. 1). *Lordalycus peraltus* Grandjean 1938, nous offre un exemple de prélarve relativement peu affectée par les phénomènes régressifs consécutifs à l'inhibition calyptostatique. Elle est encore plus primitive que celle d'*Aryetis*; elle possède de nombreux poils, une ornementation cuticulaire comparable à celle des autres stases, la segmentation du corps est apparente; les rhélicères sont plus individualisées, elles sont plus écartées et mieux dégagées.

Source : MNHN, Paris

JEAN (1957 c, p. 487-488), d'*élattostases* (ἐλάττωσις amoindrissement, et στάσις) = (calyptostases incomplètes publ. ant.).

Enfin l'aboutissement de cette évolution conduit, en outre, au-delà des calyptostases oviformes, *à la disparition pure et simple de la stase inhibée*, ce qui entraîne un raccourcissement de l'ontogenèse.

GRANDJEAN a étendu ces notions de stases et d'inhibition calyptostatique aux Arachnides et aux Insectes Holométaboles (1938 a, p. 4, et 1957 c, p. 483 et suivantes). C'est ainsi qu'il a attiré l'attention sur l'existence de prélarves calyptostatiques dans plusieurs groupes d'Arachnides (Ricinuléides, Amblypyges, Uropyges, Pseudoscorpions). Il tient enfin la chrysalide de Papillon pour un excellent exemple de calyptostase chez les Insectes à métamorphoses complètes.

Nous ne reprendrons pas l'*historique de l'étude des prélarves*, GRANDJEAN *l'a fait à propos de celles des Oribates* p. 332-336) et plus récemment SITNIKOVA (1965) y a consacré quelques pages.

Il convient toutefois de rappeler que c'est à NICOLET que nous devons la *première représentation de prélarve* (1855, p. 393, pl. XXV, fig. 1 c à 1 e). Il s'agit de celle de *Stegnacarus magna* (Nicolet). Cet auteur l'a qualifiée d'embryon, mais il a compris qu'une mue était nécessaire pour permettre à cet « embryon » d'acquérir la morphologie plus complexe de la larve. Quelques années plus tard (1868) CLAPARÈDE définissait son *deutovum* chez *Atax lonzi*, mais la signification profonde de ces formes échappait à ces pionniers.

Par la suite, plusieurs auteurs décrivirent des prélarves dans la confusion d'une nomenclature, souvent lourde, qui cachait les homologies que GRANDJEAN devait souligner en 1938.

On a décrit sporadiquement quelques prélarves dans les principaux grands groupes d'Acariens, mais nos connaissances sont encore vraiment insuffisantes. Chez les *Prostigmatida* libres, parmi lesquels se situent les *Caeculidae*, on ne connaît les prélarves que chez les *Auystidae* (*Auystis* sp. GRANDJEAN, 1938 b) et chez les *Bdellidae* (*Bdella lapidaria* KRAM, TRÄGÅRDH, 1910, p. 476-477, fig. 206 à 209).

Les notions sur l'anatomie des prélarves sont encore plus indigentes puisqu'elles se résument à une coupe longitudinale figurée par LANG (1962, *Palaeacarus histricinus* TRÄG., fig. 3, 1). Cet auteur a été particulièrement frappé par le contraste qui existe entre l'intégralité du développement des organes et le caractère embryonnaire de leurs cellules et de leurs tissus.

Ce bref rappel de définitions et l'aperçu succinct que nous venons de donner de l'inhibition calyptostatique sont destinés à nous permettre de tenter de comprendre comment s'insère la prélarve des *Caeculidae* dans ce remarquable exemple d'orthogenèse.

B – LA PRÉLARVE DE *MICROCAECULUS STEINERI DELAMARE* n. ssp. (fig. 39, 40, 51)

Elle mesure 270 µ de long et 274 µ dans sa plus grande largeur au niveau de l'insertion de la troisième paire de patte. En vue dorsale elle offre un aspect subcirculaire à marge sinueuse (fig. 39 A).

Un aplatissement dorso-ventral assez marqué lui confère une *forme générale discoïde*, l'épaisseur du corps proprement dit étant au maximum de 170 µ (fig. 40). On ne constate pratiquement pas de variations d'un individu à l'autre, les écarts se jouant sur quelques microns. On le constatera notamment sur la figure 39, où la face dorsale d'un individu côtoie la face ventrale d'un autre spécimen.

Nous aurions évidemment préféré pour des raisons didactiques présenter le même individu selon ses principales orientations, malheureusement, ce choix nous fut imposé par la qualité des *préparations* dont la *réalisation était particulièrement délicate. Le tégument* relativement mince par rapport à sa partée, *s'affaissait sous l'effet de la moindre variation de pression osmotique*, et l'animal se déformait lorsque nous tentions de le bloquer sous la lamelle dans une orientation bien précise. Ces inconvénients, que l'on rencontre rarement lorsqu'on ne sort pas l'animal de l'acide lactique pur, étaient préjudiciables au fait que nous utilisons une technique de coloration qui faisait intervenir un bain d'acide lactique, dilué par une solution aqueuse de Noir Chlorazol. L'usage de solutions plus diluées d'acide lactique nous permit de minimiser ces animaux dans un état de turgescence raisonnable. Cette petite manipulation est en fait un inconvénient mineur devant les avantages que l'on retire de cette coloration que nous recommandons vivement. La pression osmotique ne joue évidemment aucun rôle lorsque l'animal a été sectionné selon un ou deux plans, et c'est alors que la coloration au Noir Chlorazol prend tout son intérêt en nous révélant des vestiges ou des formations apodématiques ténues qu'on a bien du mal à déceler sur l'animal lysilin même lorsqu'on est averti de leur existence. Les prélarves dont le tégument est généralement incolore se prêtent particulièrement bien à la coloration directe sans traitement préalable.

Source : MNHN, Paris

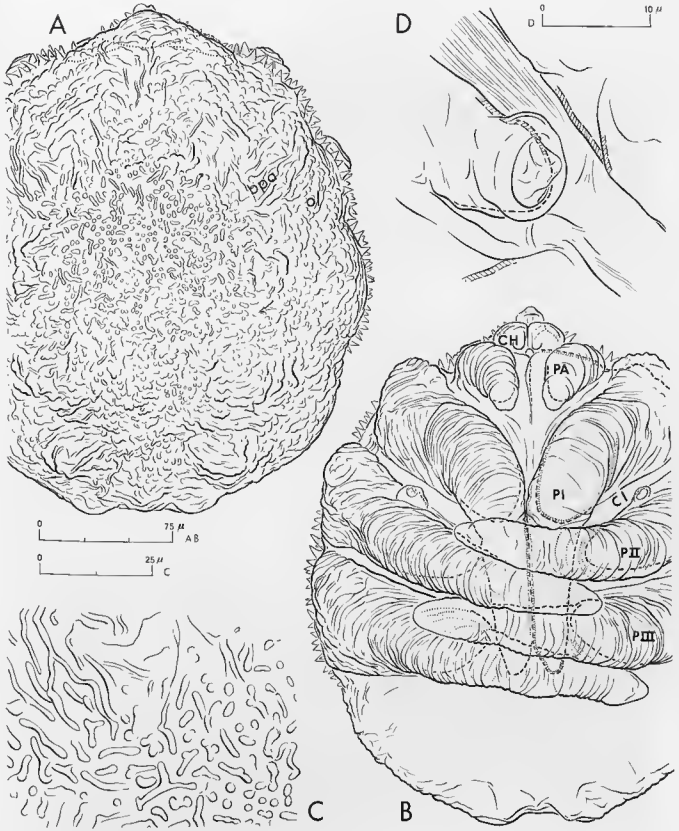


FIG. 39. — Prélarve de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. A : Vue dorsale ; B : Vue ventrale ; C : Détail de l'ornementation tégumentaire dorsale ; D : Organe de Claparède ; *bpa*, plis situés au niveau du bord postérieur de l'aspidosoma larvaire sous-jacent ; *CH*, chélicère ; *Cl*, Organe de Claparède ; *ol*, relief superposé à l'œil latéral de la larve sous l'apoderme ; *PA*, palpe ; P I, P II, P III, les trois premières paires de pattes.

Source : MNHN, Paris

1) FACE DORSALE

Le *tégument* est donc *incolore*. Son ornementation consiste, sur la face dorsale du corps, en un *ensemble confus de costules sinueuses* (fig. 39 A et C). Dans la région centrale du dos, ces costules se raccourcissent et l'on passe insensiblement à de minuscules verrues isolées ou grossièrement alignées. L'observation attentive ne révèle *aucun poil*. Par contre le mouvement des *costules dessine* dans le tiers postérieur de chaque côté du plan sagittal, *3 zones*, dont on discerne à peine le relief, *qui abritent* sur la larve en formation, *les sclérites des poils c1, d1, e1*, aux territoires desquels nous devons vraisemblablement les assimiler. Il est délicat d'aller plus avant dans ces homologies. Il semble toutefois que la région située en avant de la zone à costules courtes, soit à attribuer au sclérite A. De chaque côté, légèrement plus en arrière, les grandes costules obliques de la zone désignée par *b p a* abritent le bord postérieur et antiaxial de ce sclérite. C'est légèrement plus en arrière, en *ol*, que se situe le territoire du sclérite des yeux latéraux. Chez *Caeculus echinipes*, il se manifeste par un relief assez net. En fait, le décalage dû à la rétraction de la région antérieure du corps et des appendices, rend ces hypothèses hasardeuses.

2) RÉGION LATÉRALE

La région latérale du corps se découpe en dessinant *trois larges lobes au-dessus de l'insertion des pattes*. On voit d'ailleurs la région coxale des deux premières paires se profiler en avant des lobes qui leur correspondent.

Sur le pourtour du corps, on remarque immédiatement *un grand nombre de tubercules pointus*. En orientation latérale (fig. 40 A), on constate qu'ils *s'alignent de chaque côté d'un sillon* ***latéro-frontal lf***, au-dessus duquel ils s'inclinent. Nous sommes sans nul doute en présence d'une *structure homologue* à celle que TRAGARDH (1920, p. 476-477, fig. 206) a nommée « *Rüune* » en décrivant la *prélarve de Bdella lapidaria* Kram, et que GRANDJEAN a retrouvée et figurée chez la prélarve d'*Anystis* sp. Ce sillon, jalonné par ces deux files d'aspérités, court de la protubérance frontale à l'arrière de la troisième paire de pattes où il s'estompe en même temps que les épines tégumentaires s'atténuent. Ce n'est pas une structure propre aux Acariens Prostigmates ; LANCE (1960, p. 1831, fig. 5 l) l'a *figuré chez les Palaeacaroïdes, Palaeacarus histricinus* Träg. Il a même noté la *présence « d'une suture »* entre les deux rangées de fortes épines. Il s'agit évidemment de la ***ligne de déhiscence*** que nous retrouvons au même endroit chez nos prélarves de *Caeculidae*. Nous l'avons figurée sur un détail concernant le sillon latéro-frontal de *C. echinipes* (fig. 44 C), et la région antérieure de *M. st. delamarei* n. ssp. (fig. 40 B). Afin de permettre au lecteur de suivre son tracé avec plus de précision dans la région antérieure, nous avons figuré l'exuvie entrebâillée d'une prélarve de *M. st. delamarei* n. ssp. Dans la région postérieure, elle s'arrête au niveau des dernières aspérités en un point mal défini. C'est en fait son *parcours antérieur* qui est le plus instructif. Dans cette région, on remarque en vue dorsale et latérale la présence d'*une* ***protubérance frontale pf***, grossièrement conique qui *surplombe les vestiges des chélicères*. La ligne de déhiscence passe exactement sous la pointe la partageant ainsi en deux moitiés, l'une dorsale, l'autre ventrale. GRANDJEAN a fait remarquer, à propos d'*Anystis*, que la ligne de déhiscence δ des larves et des nymphes pouvait exister sur les prélarves « à la même place, avec des caractères analogues ». *Chez les Caeculidae, son tracé chez les prélarves, semble comparable à ce que* l'on voit sur les exuvies *des stases immatures plus âgées*. Dans la région antérieure, elle passe en avant des poils *Pa*, sous le rebord de la visière prodorsale, laissant ainsi les trichobotrics *bo*, le poil *Po* et le naso, en avant et au-dessous d'elle. L'hypothèse de la fixité topographique, du tracé de la ligne de déhiscence au cours de l'ontogenèse nous conduirait donc à situer les vestiges du naso seulement dans la moitié inférieure de la protubérance frontale alors qu'il serait plus séduisant de l'identifier à la protubérance toute entière. Au cours d'une réunion à Genève (novembre 1969) chez le Professeur GRANDJEAN, nous avons soulevé ce problème, et la discussion qui s'en suivit, conduisit à d'intéressantes remarques. *Chez Balaustium florale* (GRANDJEAN 1959, p. 174), *la ligne de déhisceuce des stases actives*

Source : MNHN, Paris

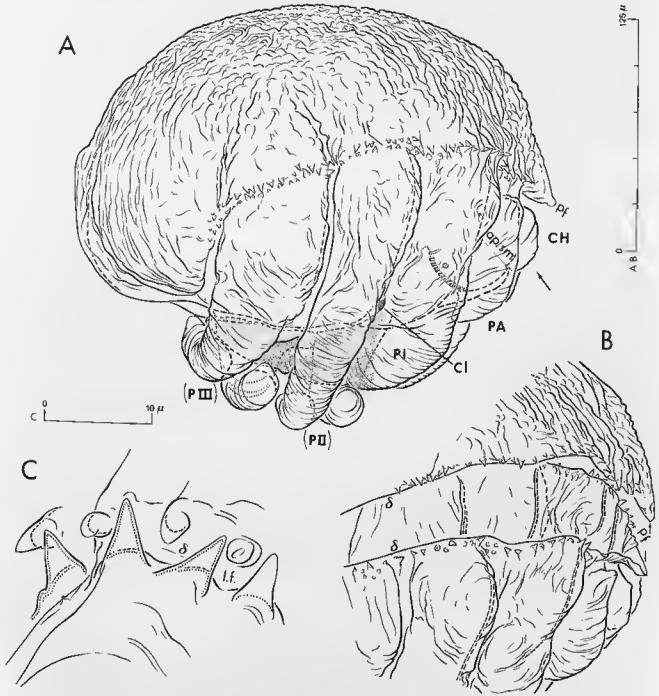


FIG. 40. — Prélarve de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. A : Vue latérale montrant le *sillon latéro-frontal lf*, la *protubérance frontale pf* et la position des pattes, les P I se logeant sous les deux autres. On aperçoit par transparence le vestige du pharynx φ ; C : Détail du sillon latéro-frontal laissant deviner la ligne de déhiscence δ ; exuvie prélarvaire entreboâillée vers l'avant : *prodéhiscence*, on notera le mode de partage de la protubérance frontale *pf*.

N. B. : Près de la figure A, vers l'avant de l'animal, la flèche indique la direction de l'observation lors de l'exécution de la figure 41 A.

Source : MNHN, Paris

est transversale. Elles sont donc situées dans deux plans presque perpendiculaires l'un à l'autre. Pour éviter d'être bloquée dans son éclosion, la calyptostase est obligée de « déshabiller » sa région antérieure en la libérant de la calotte hémisphérique que constitue la moitié de l'exuvie de la stase active précédente. Au cours de sa vie *Balaustium voit donc sa ligne changer radicalement de position à plusieurs reprises*. Mais les Erythroïdes ne constituent pas une exception, ils nous offrent simplement un exemple spectaculaire qui s'insère en fait dans un cadre plus général. On remarque immédiatement que *toutes les prélarves décrites*, qu'elles soient oviformes ou peu régressives, d'Oribates ou de Prostigmates, *présentent un sillon latéro-frontal au fond duquel court une ligne de déhiscence* qui passe par une protubérance frontale plus ou moins marquée et qui se termine en arrière au niveau des coxae II ou III. Or nous savons (CRANDJEAN, 1947 g) que *la déhiscence des formes immatures actives peut présenter chez les Oribates au moins deux modalités* qui sont totalement différentes :

— ***chez les Oribates primitifs*** tels que *Camisia segnis*, c'est le type en ⊥ qui résulte de la combinaison d'une déchirure sagittale dorsale, et d'une fente transversale située vers l'arrière (CRANDJEAN, 1947 g, p. 396, fig. 1).

— ***chez les Oribates supérieurs***, ou a affaire au ***type circumgastrique*** chez lequel δ contourne l'hystérosoma sur le côté et en arrière.

On notera que dans les deux cas, les Oribates sortent à reculons de l'exuvie de la stase active précédente, alors que les larves se libèrent de l'exuvie prélarvaire en avançant, comme le font les stases actives qui suivent les calyptostases de *Balaustium florale* Crandjean. *Cette remarque conduit à supposer qu'il existe un type de déhiscence propre en général aux calyptostases et correspondant à ce que GRANDJEAN a nommé* ***prodéhiscence*** (1956 b) et que la déhiscence des exuvies des stases actives s'effectue selon d'autres modalités : *déhiscence en* ⊥ des Oribates primitifs, *déhiscences circumgastriques* des Oribates supérieurs, déhiscence *transversale* de *Balaustium*, déhiscence *prodorsale* de certains Acariens Prostigmates (*Endeostigmata*, Bdelles, *Caeculidae*).

Ce dernier type rappelle beaucoup la prodéhiscence calyptostatique, mais il n'est pas certain que son processus soit absolument le même et ce qui vient d'être dit, nous incline à en douter. *La ligne* δ *de l'exuvie des prélarves de Caeculidae, n'est peut-être pas homologue en tout point à celle de leurs autres stases immatures.*

La figure que TRAGARDH (1910, fig. 206) donne de la région antérieure de la prélarve de *Bdella lapidaria* Kram, confirme cette impression. Chez les *Caeculidae*, on pourrait penser que le naso s'est effacé chez les prélarves, et que la protubérance frontale correspond à la carène transversale qui s'avance en visière au-dessus du naso dans les genres *Caeculus* et *Microcaeculus*. Or la prélarve de *Bdella lapidaria* possède une protubérance frontale très développée, comparable en tout point à celle des *Caeculidae*, alors que les stases actives ont un « front » particulièrement fuyant. Cette protubérance frontale représente donc peut-être le vestige du naso. Ce problème sera à reprendre lorsque nos connaissances sur les Acariens et tout particulièrement sur le développement des Prostigmates seront plus étendues.

3) LA FACE INFÉRIEURE

La face inférieure nous offre une image pleine de quiétude. *Les puttes sont repliées sur le ventre comme les doigts croisés de deux mains*. Celles de *la première paire*, qui sont contiguës dans le plan sagittal, *se glissent sous les autres*. Cette disposition des pattes rappelle, en plus ordonné, ce que nous montrent les figures consacrées aux prélarves de *Lordalycus peraltus* Grandjean (fig. 39, d'après CRANDJEAN 1938 c) ou de *Palaeacarus histricinus* Träg (LANGE, 1960, fig. 5, l). Elles n'offrent donc pas le caractère primitif que présentent celles d'*Anystis* sp. (fig. 36, d'après CRANDJEAN, 1938 b) qui sont raides, tendues toutes les trois, de chaque côté, vers l'avant. Les *appendices* offrent, quant à leur taille, un *développement quasi normal*. Les vestiges de leur segmentation se perdent dans la confusion d'une multitude de rides circulaires. Certaines d'entr'elles paraissent plus marquées que d'autres et semblent se retrouver sur l'appendice symétrique. Mais là encore, *la régression a été plus loin que chez Anystis*

Source : MNHN, Paris

où des strictions annulaires lisses délimitent nettement cinq articles dont les longueurs décroissent régulièrement de l'extrémité distale à la proximale (fig. 36). Les coxae sont bien développées. Elles correspondent à ces bosses latérales ridées que l'on remarque sur le pourtour de l'animal en vue dorsale. On reconnaît l'*Organe de Claparède*, *Cl.*, sur le bord antérieur de la région épimérique II. Il est constitué par un minuscule dôme cabossé, à parois minces, situé au sommet d'une verrue (fig. 39 D). Nous aurons l'occasion de considérer plus longuement cet organe lorsque nous aborderons l'étude de la larve chez laquelle il existe également.

Remarquons que le tégument qui sépare les régions coxales et qui tapisse les sillons épimériques est finement strié (fig. 39 D). *La face ventrale de l'opisthosoma est lisse.* Seule sa région postérieure présente un *ensemble de plis* plus ou moins symétrique dans lequel il faut *peut-être* voir les *vestiges de la région anale.*

4) RÉGION ANTÉRIEURE

La région antérieure qui correspond au gnathosoma est particulièrement intéressante mais également très complexe (fig. 41). *Observons l'animal de face en l'inclinant légèrement en arrière* (fig. 41 A) de façon à le voir suivant l'incidence indiquée par la flèche (fig. 40 A). On reconnaît tout d'abord la *protubérance frontale* dont la pointe est dirigée vers nous. Elle est flanquée d'épines qui, dans cette portion antérieure constituent une seule rangée implantée le long du bord supérieur de la ligne de déhiscence, jusqu'à la hauteur du bord antiaxial des coxae palpiennes. La valve ventrale de l'exuvie est donc inerme dans cette région (fig. 40 B et 41 B).

Les *chélicères*, dépourvues de mors, sont *réduites à 2 mamelons bosselés, contigus* dans le plan sagittal, où elles sont séparées par un ***sillon intermandibulaire*** *s. im.*, très étroit (fig. 41 A). Au fond de ce sillon, *leurs parois paraxiales* devenues coalescentes *se prolongent à l'intérieur du corps* dans le plan de symétrie, *par une formation apodématique ténue, réticulée* que nous appelons ***apodème intermandibulaire*** *ap. im.*, car il est en tout point comparable à ce que GRANDJEAN a décrit chez la prélarve d'*Anystis* (fig. 42, GRANDJEAN, 46, p. 68, fig. 3). Les analogies avec *Anystis* ne s'arrêteront pas là, et nous nous proposons de continuer la description de cette région en établissant point par point une comparaison avec la prélarve décrite par GRANDJEAN.

Le *sillon intermandibulaire* suit généralement, entre les points *v* et *s*, une pente rompue par un méplat comme l'indiquent les tirets de la ligne $v - t1 - t2 - s$. Chez le spécimen que nous avons figuré, le profil du fond du sillon mandibulaire dessine une anse festonnée $t1 - t' - t2$, qui le rehausse et le repousse vers l'avant. La modification de son tracé n'est pas exceptionnelle, mais serait plutôt de règle. La nervation qui donne à cette cloison l'aspect d'une feuille qui aurait subit un certain rouissage, offre un dessin également fort variable. Elle rappelle des traces d'empreintes musculaires avec lesquelles elle n'a vraisemblablement rien de commun. *L'irrégularité de ces structures, et l'inégalité de leur étendue, nous permettent d'en imaginer la genèse.* La surface du tégument des chélicères est modelée par un ensemble de rides et de bosses qui ne sont probablement pas toutes le fait du hasard. Lorsqu'elles s'affrontent dans l'espace intermandibulaire, on peut très bien imaginer que, au cours du temps phylogénétique, lors de la « fusion » des parois paraxiales des chélicères, *les bosses confluant les premières, disparaissent avant le fond des sillons qui subsistent sous la forme de nervures.* L'anse de notre spécimen correspondrait alors à un écart indiquant une tendance au rehaussement du fond du sillon et à la disparition des faces paraxiales des mandibules.

Il s'agit là d'une évolution commune à la plupart des prélarves. Les téguments qui s'affrontent deviennent coalescents puis se résorbent. *Les appendices sont comme absorbés par le corps* dans lequel on perd rapidement leur trace. *GRANDJEAN (1962 b, p. 435-438) fait à ce propos des remarques concernant les Oribates* que nous rappellerons brièvement. Au cours des premières étapes de cette régression, la prélarve fut un animal incapable d'éclore qui décrivait peut-être d'une élattostase déjà privée de l'usage de ses organes buccaux. Cet animal se présentait, dans l'œuf, avec l'attitude de repliement que l'on retrouve encore au cours de la période préexuviale des stases actives. *Les appendices* se trouvaient alors *ramenés sous le ventre* et disposés plus ou moins obliquement vers l'arrière ou transver-

Source : MNHN, Paris

salement. Les *Caeculidae* nous apprennent d'ailleurs que la coexistence des deux orientations est possible. Rangés ainsi côte à côte, ces appendices pouvaient recouvrir et cacher une grande partie de la surface ventrale comme le montre la prélarve de *Palaeacarus histricinus* Träg. (LANGE, p. 1830, fig. 4). Les parois ventrales des appendices *ont dû tout d'abord se souder au tégument de la face inférieure de l'idiosoma* ; les deux parois qui s'affrontaient précédemment ne constituèrent plus qu'une simple cloison séparant l'intérieur du corps du contenu des pattes. Celles-ci contractèrent latéralement entre elles des associations comparables. *Les appendices immobilisés se trouvèrent associés et soudés sur place au corps sans subir de réduction* en longueur ou en largeur. *Ces nouvelles cloisons devenues internes se résorbèrent* et la régression ne laissa subsister que les faces externes des appendices. *Liodes* sp. semble illustrer parfaitement cette étape (GRANDJEAN, 1962, p. 425, fig. 1 et 2). Puis la forme des appendices s'estompe progressivement et sur les prélarves qui ont atteint ce stade de régression, on ne distingue à la surface, que des sillons qui s'entrecroisent, mimant les sillons épimériques, dont ils diffèrent profondément quant à leur genèse. *Le tégument de la face ventrale d'une prélarve évoluée* (fig. 35, *Pilogalumna allifera*) *est donc un puzzle d'éléments cuticulaires d'origines différentes, somatique ou appendiculaire*, ayant seulement en commun le fait qu'ils dérivent de la région tégumentaire qui était localement la plus externe chez l'animal originel en attitude de repliement, les parties cachées s'étant résorbées.

Comme le fait remarquer GRANDJEAN (1962, p. 437) cette hypothèse de substitution, à la cuticule du soma, d'une cuticule d'appendices, ne doit pas être étendue à tous les *Actinotrichida*. La prélarve d'*Anystis* dont les appendices sont tendus, raides et loin du corps (fig. 36) pourra devenir oviforme à la suite de leur raccourcissement et de leur effacement progressif sans fusion avec la région épimérique qui subsistera.

Tout ceci nous montre qu'il convient d'être prudent lorsqu'on interprète les structures de ces calyptostases.

Les termes d' « apodème » et de « formation apodématique » peuvent désigner chez un même individu de ***véritables apodèmes*** *et des* ***figures de résorption***. La création d'un nouveau terme ne résoudrait pas pour autant le problème, étant donné qu'on ne connaîtrait pas toujours l'origine de ces structures. Nous conserverons donc comme le fait GRANDJEAN (1962, p. 437) ces deux appellations en sachant qu'elles désignent chez les prélarves, des expansions internes quelconques du tégument.

L'*apodème intermandibulaire ap. im.* est fixé comme chez *Anystis* sur un ***apodème sous-mandibulaire*** *ap. sm. transverse qui dessine un large oméga* (fig. 41 A et B). Il prolonge également ici les sillons *s r*, *s' r'* et les sillons *m n*, *m' n'* qui circonscrivent la base des mandibules dans leur région ventrale et antiaxiale. Cette formation apodématique *ap sm* est apparemment plus importante chez *Microcaeculus* que chez *Anystis*, et c'est elle que l'on remarque immédiatement lorsqu'on examine l'animal en vue latérale. Elle se profile juste au-dessus du vestige du pharynx (fig. 41 A, *ap. sm*). Dans sa région centrale, cet apodème sous-mandibulaire prolonge la face dorsale et la ***protubérance supraoralе*** *SO*, impaire, dans laquelle il faut voir le vestige de la lèvre supérieure. *Cette formation apodématique provient* vraisemblablement *de la soudure de la face inférieure des chélicères aux téguments de la selle du capitulum, et du fond des fossés mandibulaires* contre lesquels elles coulissaient. La surface ventrale de la lèvre supérieure est limitée latéralement par les deux sillons *r b g* et *r' b' g'* qui se terminent de chaque côté du gosier. Le ***gosier*** (sensu GRANDJEAN) est constitué par l'ouverture antérieure, ou entrée du pharynx, alors que la *bouche* correspond à l'espace compris entre les lèvres. Les *lèvres latérales AO* ne se présentent pas sous la forme d'une protubérance en corne courte comme chez *Anystis*. Elles sont plus aplaties et s'inclinent vers le plan sagittal au niveau duquel leurs bords distaux, à peine sinués, chevauchent partiellement. Ce rapprochement des lèvres latérales gêne beaucoup l'observation de face de la région du gosier, dont nous n'avons pas réussi à préciser la forme. Nous avons l'impression qu'il est transverse et légèrement bombé dorsalement. Examiné de profil, le gosier se trouve, comme chez *Anystis*, repoussé vers le haut par une *protubérance infraorale IO qui correspond chez cette espèce à un vestige de lèvre inférieure* (GRANDJEAN, 1938 c, p. 64). Dans le cas de *Microcaeculus*, la surface infraorale est tellement comprimée latéralement qu'on en vient même à douter de son existence. Les lèvres, qui peuvent être des protubérances coniques comme le labre, ou aplaties comme le sont les lèvres latérales, cernent le gosier et confluent au fond de plis qui constituent les *lignes commissurales*. Si l'on chemine au fond de ces plis, en partant du gosier on émerge à la surface du gnathosoma, en sortant de

Source : MNHN, Paris

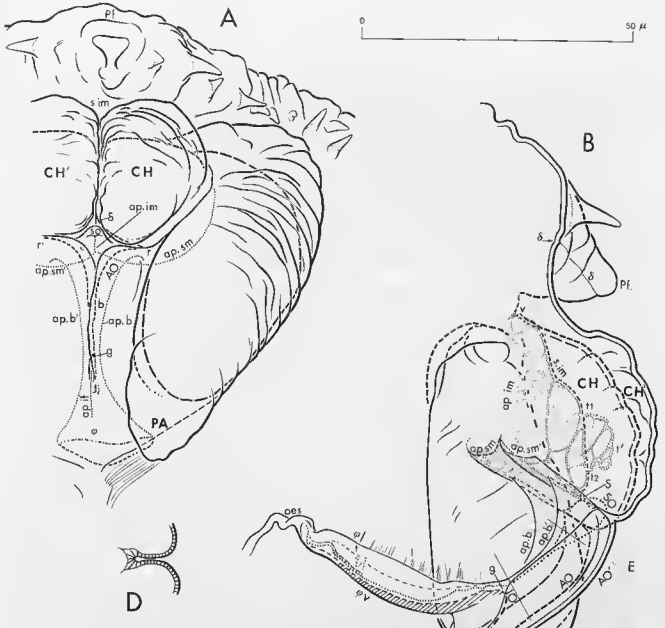


FIG. 41. — Région antérieure de la prélarve de *Microcaecilus steineri delamarei* n. ssp.; A : Vue frontale légèrement ventrale suivant l'orientation indiquée par la flèche de la figure 40 A. Au-dessous de la protubérance frontale on reconnaît les chélicères que sépare un étroit sillon intermandibulaire; latéralement le palpe est réduit à l'état d'un moignon communiquant avec l'intérieur du corps par une ouverture particulièrement large; dans la région paraxiale inférieure, les protubérances orales AO et SO représentent les vestiges de lèvres latérales et supérieures; les courbes en pointillé figurent les formations apodématiques qui prolongent, à l'intérieur du corps, les parois des protubérances orales et des chélicères; B : La prélarve qui a été sectionnée dans un plan parasagittal est observée latéralement légèrement de l'arrière et de l'intérieur; en haut la *protubérance frontale Pf* porte très nettement la marque de la ligne de déhiscence; au-dessous on reconnaît les deux *chélicères* CH et CH' qui s'affrontent dans le plan sagittal en constituant, par suite de la fusion de leurs parois parasaxiales une formation apodématique rétrécie en marge de laquelle l'anse *tl' t2* marque sans doute une tendance à son extension aux dépends du sillon intermandibulaire *sm* appelé à disparaître au cours de l'évolution; l'*apodème sous-mandibulaire* est une formation semblable prolongeant le sillon *rS* (fig. A) qui sépare de chaque côté les formations apodématiques qui s'élèvent à l'intérieur du corps en prenant appui sur le sillon séparant la lèvre supérieure, *SO*; à l'entrée du *gosier g* la *protubérance infra-orale IO* représente, sans doute, l'ultime vestige de la lèvre inférieure; C, D, E : Coupes optiques effectuées aux niveaux indiqués respectivement par les mêmes lettres sur la figure B. *AO* protubérance aborale (= vestige de lèvre latérale); *ap. b.*, *ap. im.* apodème intermandibulaire; *ap. if* apodème infra-oral; *ap. sm.*, apodème sous mandibulaire; *b*, bouche; *CH*, *CH'*, chélicère; *g*, gosier; *IO*, protubérance infra-orale (= vestige de lèvre inférieure); *K*, commissure inférieure; *PA*, palpe; *Pf*, protubérance frontale; *œs*, œsophage; *r*, *S*, *tl*, *t2*, *t'*, points repères; *SO*, protubérance supra-orale (vestige de lèvre supérieure); *t*, tentacules des muscles pharyngiens; *φl*, bord latéral du pharynx; *φv*, profil ventral du pharynx.

Source : MNHN, Paris

la bouche, en des points précis que GRANDJEAN a nommés *commissures* (GRANDJEAN 1938 c, p. 62). La ligne *commissurale inférieure* est à peine perceptible et la localisation précise des commissures *J i* et *J i'* est difficile à définir. La vue interne, de biais, que nous donnons de cette région est déjà une interprétation schématique.

Une mince formation apodématique prolonge à l'intérieur du corps chacune des commissures supérieures. Les bords internes *ap. b.* de ces apodèmes prolongent les côtés du pharynx en décrivant une courbe rebroussée vers l'arrière, et se fixent à l'apodème sous-mandibulaire. Des observations latérales et des vues internes nous apprennent d'autre part que la « *protubérance* » *infraorale se* prolonge à l'intérieur par une ***lame apodématique impaire*** *ap. if.* Ces structures correspondent probablement aux *minces restes d'une quatrième lèvre* : la *lèvre inférieure*. Un tel vestige existe indéniablement chez *Anystis*, et il se peut que *Microcaeculus* nous montre un *terme ultime de passage de la bouche à quatre lèvres au type à trois lèvres*. Nous avons représenté sur la figure 41 trois coupes afin de faciliter la compréhension de sa morphologie.

Le pharynx *rappelle beaucoup celui d'Anystis*. Il est généralement concave en coupe longitudinale et beaucoup plus nettement creux en section transversale. Sa paroi dorsale est mince et garnie de tendons qui appartiennent à des muscles dont la fonction serait probablement de la soulever pour provoquer une aspiration. La paroi inférieure est vraisemblablement plus rigide si l'on en juge par son épaisseur qui, par ailleurs, diminue comme chez *Anystis* au fur et à mesure que l'on s'éloigne du gosier. Le ruban fripé que le pharynx porte à son extrémité représente l'*œsophage*.

L'étonnante persistance des vestiges a été soulignée à maintes reprises par GRANDJEAN (1962, p. 438-439). Cet auteur considère, que pour un organe, la réduction à un état vestigial non fonctionnel représente en fait une *chance supplémentaire de survie* que n'aura pas un organe normal s'il commence à faire l'objet d'une vertition car sa probabilité d'existence peut alors rapidement diminuer et la suppression totale survenir plus vite que s'il avait été *protégé par son inutilité*.

Les canaux évacuateurs des glandes coxales sont un exemple de la force des vestiges chez les Acariens. Les prélarves de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., *M. sabulicola* et *Caeculus echinipes* présentent des filaments chitineux ténus qui sont accrochés aux téguments au niveau des régions coxales des appendices. Nous figurons leur répartition chez *M. sabulicola*, car un spécimen de cette espèce se prêtait particulièrement à l'exécution de cette vue d'ensemble (fig. 43 A). Le détail B de cette figure représente le *ductus supérieur de la glande coxale droite de M. st. delamarei* n. ssp. Ce vestige a donc la forme d'un minuscule entonnoir étiré dont la lumière s'amenuise rapidement jusqu'à disparaître. Ce conduit primitivement excréteur, ne peut être fonctionnel car il se trouve réduit sur la majeure partie de son parcours à l'état d'un *filament chitineux aveugle. De tels vestiges, dont l'inutilité semble évidente, ont donc survécu à la disparition d'organes* éminemment *plus utiles* qui n'ont laissé aucune trace. Cette persistance est encore plus troublante chez *Pilogalumna allifera*, lorsqu'on suppose avec GRANDJEAN que le filament dont il a figuré la base par le point *g* (fig. 35 A, *g*) correspond vraisemblablement, chez les Oribates, au vestige du ductus de la glande coxale I, alors que nous sommes en présence d'une prélarve régressée à l'extrême. Ce filament chitineux, que rien ne révèle à la surface, est plein sur toute sa longueur. C'est un stade ultime de régression. Chez les Prostiginates, *Balaustium florule* Grandjean (fig. 34) nous offre un stade intermédiaire avec les vestiges infundibuliformes des ducti des trois paires antérieures de glandes coxales.

Avec leur cinq paires de glandes coxales, les Caeculidae se situent parmi les formes les moins régressives et de ce fait, s'intègrent parfaitement à l'ensemble de caractères primitifs que nous avons reconnus par ailleurs. Dans la région du palpe et des chélicères nous n'avons toutefois trouvé que deux paires de ducti au lieu de trois. Nous pensons que la paire absente correspond à l'une des deux glandes infrachélicériennes de l'adulte. La répartition de leurs glandes coxales et la séparation de *g I* et *g II* nous incite à renouveler une remarque déjà formulée à propos des adultes. Chez les prélarves, elles existent au niveau de tous les appendices, sauf aux coxae II. On note par contre la présence de deux glandes aux coxae I. Aux stases ultérieures, il en est de même et les ducti des 4 premières paires débouchent dans le *canal podocéphalique cpc. Tout se passe comme si le raccourcissement du canal podocéphalique avait entraîné l'abandon de la glande coxale III et l'annexion de la glande coxale II à la première paire de pattes.*

Source : MNHN, Paris

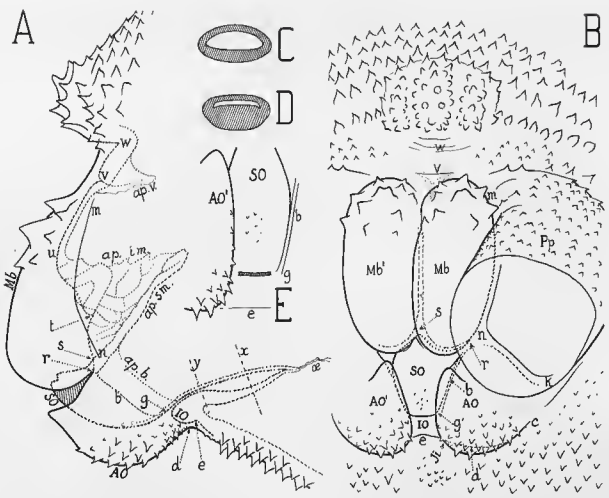


FIG. 42. — Prélarve *d'Anystis* sp. A : (× 710), capitulum vu latéralement; le palpe n'est pas représenté; *mn* est le fond du sillon qui sépare le palpe de la mandibule; la petite région de la protubérance supra-orale *SO* qui est directement visible entre la mandibule *Mb* et la protubérance adorale *AO* est couverte de hachures; B : (× 710), capitulum vu de face mais très faiblement oblique; on suppose le palpe coupé transversalement suivant une ligne superficielle quelconque; C : (× 955), coupe optique du pharynx suivant *x*; D : (× 955), *id.* suivant *y*; E : (× 955) entrée du pharynx (gosier); le capitulum est vu de face et on lui a donné une orientation convenable intermédiaire entre celles des figures 1 **B** et 3 **B**; la protubérance adorale n'est pas figurée à droite; l'entrée du pharynx est la mince fente horizontale qui est couverte de hachures; *Mb*, mandibule; *Pp*, palpe (d'après GRANDJEAN, 1938, fig. 3). On retrouvera de grandes similitudes structurales sur la figure 41 où nous utilisons la même nomenclature.

C – LES AUTRES PRÉLARVES DE *CAECULIDAE*

Les prélarves que nous nous proposons d'examiner sont celles de *M. sabulicola* Franz 1952 et de *Caeculus echinipes* Dufour 1832. Cette étude comparative sera courte car chez des formes aussi régressées les particularités spécifiques sont minces.

1) PRÉLARVE DE *MICROCAECULUS SABULICOLA*

Elle ressemble beaucoup à celle de M. st. delamarei n. ssp., ce qui constitue un argument supplémentaire en faveur d'une parenté au niveau générique. Nous lui avons consacré les figures 43 B, C

Source : MNHN, Paris

et D. Elle est d'une taille plus modeste, avec 215 µ de long sur 180 µ de large. Or, si nous nous souvenons que pour *M. delamarei* nous avions noté 270 µ/275 µ, ces dimensions font apparaître en même temps une autre différence : en vue dorsale *M. sabulicola* est nettement elliptique alors que *M. delamarei* est subcirculaire. Le type d'ornementation de la face dorsale est le même dans ses grandes

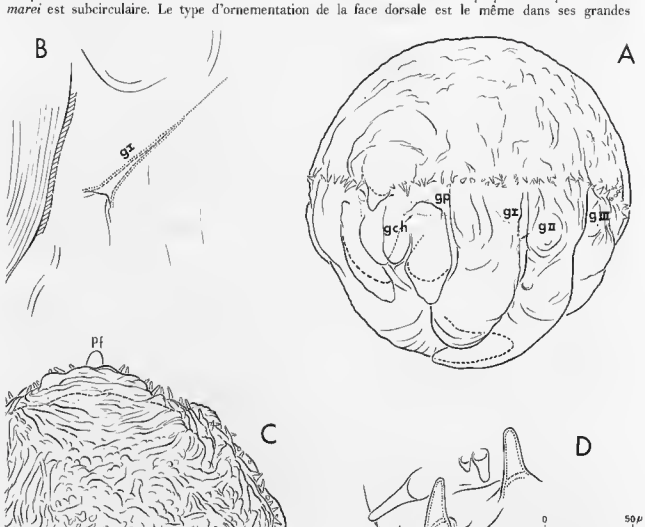


FIG. 43. — Prélarve de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952. A : Vue de trois-quart destinée à montrer la répartition des vestiges des ducti des glandes coxales; dans la région chélicérienne l'absence d'un ductus ne permet pas d'établir d'homologie certaine avec l'adulte, aussi avons-nous préféré faire apparaître grâce à la notation la possibilité d'une répartition primitive métamérique des glandes coxales; B : Détail du ductus *g I* qui se présente sous la forme d'un minuscule entonnoir aveugle; C : Vue dorsale de la moitié antérieure; D : Détail du sillon latéro-frontal.

lignes. Il s'agit de costules qui se réduisent à des pointes dans la région centrale. Mais ici, elles sont nettement plus longues et moins nombreuses. Une description détaillée serait fastidieuse et inutile. Nous invitons le lecteur à comparer les figures 39 A, B et 43 C. Une autre différence est à noter à propos des *aspérités* qui bordent le sillon latéro-frontal de la ligne de déhiscence. Elles sont un peu

Source : MNHN, Paris

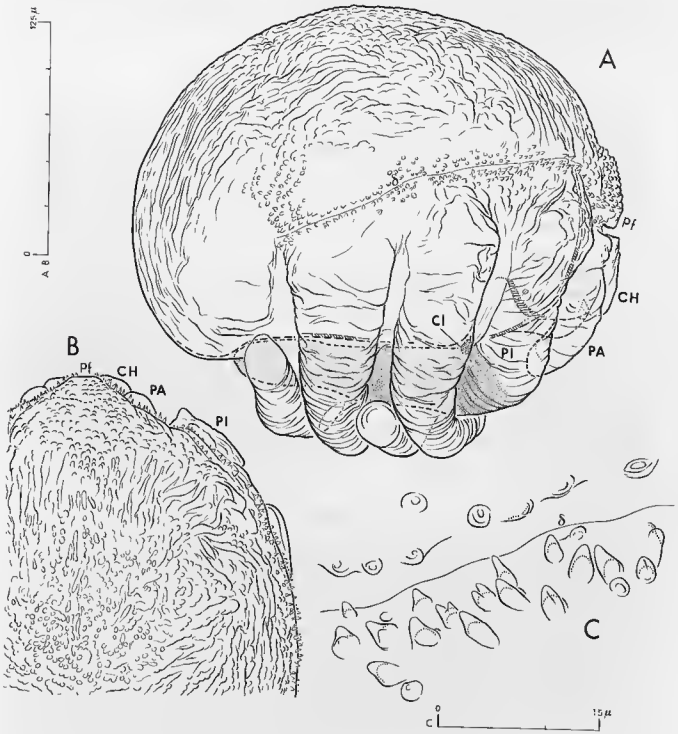


FIG. 44. — Prélarve de *Caeculus echinipes* Dufour 1832. A : Sur ce profil on notera : la forme de la protubérance frontale qui est écrasée et couverte d'épines mousses, le tracé particulièrement net de la ligne de déhiscence δ, la longueur des *P.I.* enfin en *Cl* l'Organe de Claparède ; B : Vue dorsale de la moitié antérieure du corps où sont figurés les détails de l'ornementation tégumentaire ; C : Détail du sillon intéro-frontal montrant la ligne de déhiscence δ.

Source : MNHN, Paris

moins nombreuses que chez *M. sabulicola*, et leur différence morphologique est très nette (fig. 40 C et 43 C et D). On constate immédiatement que celles de *M. sabulicola* sont proportionnellement plus longues et plus étroites que celles de *M. st. delamarei* n. ssp. Au lieu d'offrir l'aspect d'une épine trapue, elles sont plutôt digitiformes.

2) PRÉLARVE DE *CAECULUS ECHINIPES*

Elle est tout d'abord *nettement plus grosse que celle des deux autres espèces*. L'ornementation de la face dorsale du corps est encore une variation sur le même thème (fig. 13 B). Les costules sont ici généralement assez longues. Le profil est plus régulièrement elliptique comme le montre la comparaison des figures 13 A et 9 A. Sur celles-ci nous avons matérialisé le volume des pattes I par un grisé afin de mieux faire saisir leur position. On remarque immédiatement qu'elles sont beaucoup plus développées que chez *M. sabulicola* et qu'elles se glissent plus loin vers l'arrière. On constatera en même temps que les palpes de *C. echinipes* sont nettement plus développés que ceux des deux autres espèces, et nous serions tentés de voir des vestiges de sillons articulaires dans les deux plis que nous avons figurés.

Les différences les plus remarquables se situent, en fait, *au niveau de la ligne de déhiscence et de la protubérance frontale*. Cette dernière n'a pas la forme d'un groin, elle est au contraire *arrondie et verruqueuse*. Cette bosse frontale est couverte de verrues mousses et basses dans la région sagittale. Aux abords de la ligne de déhiscence, on passe rapidement à des aspérités plus pointues. Ces *courtes épines* accompagnent la ligne de déhiscence d'une manière assez *désordonnée*. Elles sont nombreuses de chaque côté et se tiennent par endroit sur plusieurs rangs confus. Au niveau de la P III, elles ne s'alignent plus que sur une rangée pour s'éparpiller ensuite à l'arrière des coxae III en remontant vers le dos où elles se confondent rapidement avec de courtes verrues. Sur les figures, le détail des aspérités, qui longent la ligne de déhiscence, représente une région homologue chez les trois espèces étudiées. La portion choisie s'étend au-dessus de la moitié postérieure des coxae I gauches, l'observation se faisant selon leur *plan de pseudosymétrie*. Cette orientation peu habituelle nous permet de voir des aspérités bien développées sous divers angles. *C. echinipes* présente donc une multitude de petites épines inégales réparties d'une façon désordonnées et s'inclinant pour la plupart vers le sillon au milieu duquel on voit courir la ligne de déhiscence.

3) CONCLUSION

Les prélarves de ces trois espèces de *Caeculidae sont construites sur le même type*, si l'on fait abstraction de quelques modifications de détail qui semblent souligner les coupures génériques. Avec l'aspect de leur corps et le développement de leurs appendices *elles se situent parmi les formes les plus primitives que nous connaissons*. Cependant l'évolution régressive les a plus affectées que celles de *Lordalycus peraltus* et d'*Anystis*. C'est surtout à cette dernière prélarve qu'il convient de comparer celles des *Caeculidae*, qu'une classification naturelle devrait d'ailleurs *ranger non loin des Anystidae* dans les *Actinedida* Van der HAMMEN 1968. *La prélarve d'Anystis est plus primitive* par la persistance d'un poil vestigial au prodorsum, de traces de segmentation aux appendices et d'une lèvre inférieure assez marquée. Chez les *Caeculidae* que nous avons étudiés, ces caractères ont disparu, ou se sont fortement estompés. L'examen de ces animaux nous a conduit à soulever le problème de la fixité topographique de la ligne de déhiscence au cours de l'ontogenèse et de la nature de la protubérance frontale. Il a également donné l'occasion d'émettre une hypothèse relative à la genèse des formations apodématiques réticulées du gnathosoma. La bouche des prélarves de *Caeculidae* semble enfin nous offrir un terme ultime de passage de la bouche à quatre lèvres, à la structure à trois lèvres. Retenons en outre chez les *Caeculidae* deux traits originaux : la disposition des pattes, et la présence de cinq paires de vestiges de ducti des glandes coxales.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LES STASES ACTIVES

I – CHÉTOTAXIE DU CORPS

A – LA LARVE

1) DÉVELOPPEMENT ET ÉCLOSION

L'inhibition calyptostatique qui frappe la prélarve se traduit par une *régression qui agit à la fois sur la morphologie et sur la durée de la stase prélarvaire*; cette dernière se retrouve fortement abrégée. Chez *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., nous avons constaté que *la prélarve* semble avoir achevé son organisation, ***10 à 11 jours*** après la ponte. L'œuf ne présente plus alors sa forme subsphérique régulière. Le chorion est déchiré, la membrane ovulaire, qui est tendue sur les pattes, s'appuie sur la région latérale du corps en épousant ses contours. Si l'on examine la larve, dans l'acide lactique froid, on constate que ses appendices sont pleins.

Mais dès ***le 14e jour***, on remarque, rétractée à l'intérieur des pattes, une succession de massifs elliptiques qui correspondent aux ébauches des futurs articles des appendices larvaires. La métamorphose est donc en cours. La durée de *la stase prélarvaire de cette espèce, en atmosphère saturée à 29° C, n'a duré que 3 à 4 jours.*

Le ***15e jour***, la forme des articles se précise et ils possèdent déjà des poils, mais ces derniers sont isotropes et simplement constitués, semble-t-il, par leur couche externe.

Le ***18e jour***, les poils sont parfaitement reconnaissables, mais on ne peut pas toujours mettre en évidence l'existence de l'axe actinopilineux. Par ailleurs la masse vitelline est en cours de résorption, le corps est de ce fait plus pâle.

Dans l'espace intercuticulaire on voit par place des masses granuleuses lobées, de forte taille, semblables à celles que LANGE indique chez *Palaeacarus histricinus* (fig. 6, 1960). Il s'agit très *certainement des* « ***hémamibes*** » que CLAPARÈDE figura dès 1886 chez *Atax bonzi* (tab. XXX, fig. 13). Elles méritent de retenir quelque peu notre attention car *elles interviennent au cours d'un processus original de mue* qui n'a fait l'objet, pour l'instant, que de rares travaux. Quelques années plus tard, HENKING signala des cellules isolées situées entre l'apoderme prélarvaire et la larve déjà formée d'*Allothrombium fuliginosum* (Herm.) (1883, tab. XXXXV, fig. 24, 28, 29, en z.). Puis la littérature demeura muette à leur sujet pendant de nombreuses années jusqu'à ce que JONES B. M. étudie la différenciation et l'activité de ces « ***cellules intermédiaires*** » chez *Trombicula autumnalis* (1960), *Histiostoma polypori* (Acaridide) et *Scheloribates laevigatus* (Oribates) (1934). Selon cet auteur, lors de la mue, l'hypoderme se divise en deux couches, l'une externe, l'autre interne. Cette dernière se rétracte et constitue l'hypoderme qui sécrètera la cuticule de la prochaine stase. C'est de la couche externe, qui adhère à l'an-

Source : MNHN, Paris

cienne cuticule, que dérivent les cellules intermédiaires de l'espace intercuticulaire. Tout récemment, KANUNGO et NEAGELE (1964), et KANUNGO (1969), ont proposé pour ces cellules une autre origine chez *Caloglyphus berlesei*. Les amoebocytes, qui interviennent au cours de la mue chez cette espèce, sont des coelomocytes modifiés qui ont émigré à travers l'hypoderme au début de la phase de pupaison. Quoiqu'il en soit, ces divers auteurs s'accordent pour attribuer à ces cellules un *rôle important dans les phénomènes de chitinolyse* où elles doivent se manifester tant par la sécrétion d'enzymes susceptibles de dissoudre les composants de la cuticule, *que par leur activité phagocytaire*. Les observations récentes de J. P. WOODRING (1969) sur *Caloglyphus boharti*, le conduisent à penser que ces *amoebocytes* ont une activité évidente au cours de la régression des appendices, mais que leur rôle demeure encore obscur.

La présence de cellules dans l'espace intercuticulaire est un *phénomène original au sein des Arthropodes*. On peut *toutefois* considérer avec JONES (1954, p. 180) que les noyaux signalés par YONGE (1932) dans la cavité exuviale de l'œsophage de *Homarus* et les « granulocytes » trouvés par BROWNING (1942) dans la cavité exuviale de l'Araignée *Tegenaria atrica*, *ont peut-être une origine et* une fonction similaires. Cette similitude semble encore plus probable chez *les Collemboles qui présentent des hémocytes à granules dans le liquide exuvial* au cours de la mue (J. A. BARRA, 1969).

L'éclosion survient le 22e ou le 23e jour. La larve sort *par l'avant* de l'apoderme prélarvaire qui s'est rompu selon la ligne de déhiscence.

Ce tableau sommaire concerne les dernières phases du développement larvaire de *M. st. delamarei* n. ssp., chez lequel nous avions suivi celui de la prélarve.

Nous avons également obtenu l'éclosion de la larve de *M. sabulicola* ainsi que celle de *Caeculus echinipes*. C'est cette dernière, que nous nous proposons de décrire maintenant, pour la comparer ensuite à des larves appartenant à d'autres genres de *Caeculidae*.

2) LA LARVE DE *CAECULUS ECHINIPES* DUFOUR 1833 (fig. 45)

a) ***Aspect général :***

En 1932, FRANZ a figuré l'habitus d'une sous-espèce très proche : *Caeculus echinipes crosbyi* Jacot 1936 (FRANZ 1932, p. 98, fig. 2). Celle que nous étudions lui ressemble certainement beaucoup. C'est une *stase libre hexapode, vaguement hexagonale et aplatie dorso-ventralement*. On est immédiatement frappé par *l'abondance des rides* qui laissent *peu de place aux régions scléritisées*. Cette consistance souple et cette constitution extensible rendent vaines toutes les tentatives de mensuration exacte. Nous avons choisi une larve chez laquelle l'effet de gonflage par l'acide lactique avait été modéré. Nous ne donnerons que les dimensions de ce spécimen, celles des autres étant les mêmes à peu de chose près. De l'arrière du corps à l'extrémité des chélicères, elle mesure 465 µ. Nous avons pris sa largeur entre les pointes antérieures des coxae III ; elle est de 335 µ. Dans cette région, les dilatations inhérentes au gonflage sont plus limitées. Immédiatement en arrière des coxae III, le corps s'élargit rapidement pour atteindre un maximum au niveau de son tiers postérieur. Chez ce spécimen, la plus grande largeur était de 340 µ, mais c'est dans cette région que la structure à soufflet permet les plus amples variations.

b) ***Région dorsale***

• *Opisthosoma*

Il est caractérisé par une *chétotaxie très appauvrie*. On y trouve *12 poils* (6 de chaque côté) que nous nommerons par analogie avec le travail de GRANDJEAN (1944 a, p. 40, fig. 1, p. 42) d'avant en arrière :

a 1 et *a 2* ; *b 1*, *c 1*, *d 1*, *e 1*

Le tégument, relativement mince, est parcouru par de nombreuses rides obliques ou transverses qui ménagent *autour de la base de ces poils* des espaces moins tourmentés qui correspondent à des *zones*

Source : MNHN, Paris

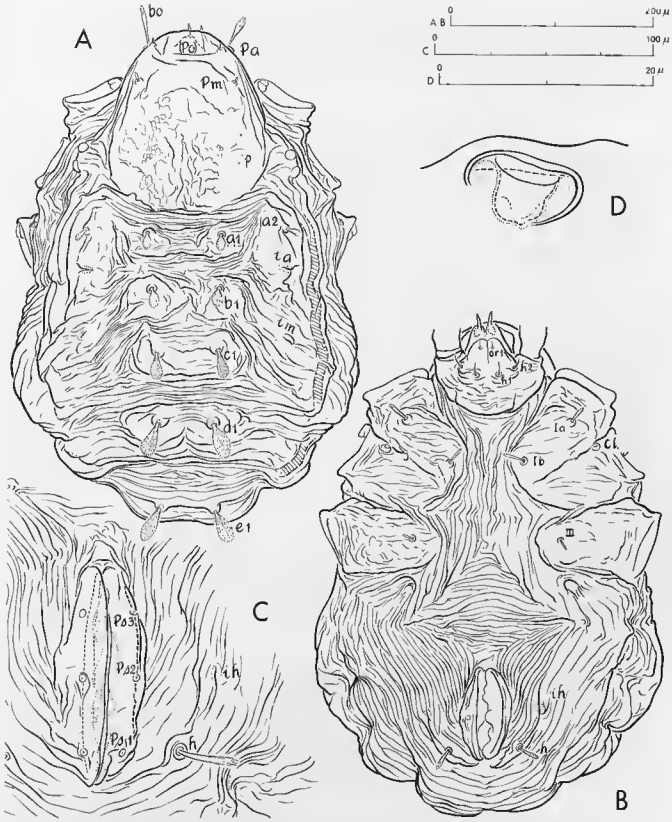


FIG. 45. — Larve de *Caeculus echinipes* Dufour 1832. A : Vue dorsale; B : Vue ventrale; C : Détail des paraproctes montrant les poils vestigiaux du segment pseudonal et la lyrifissure *ih*; D : Détail de l'organe de Claparède (*Ci* en *B*). *Ci*, organe de Claparède; *h 1* et *h 2*, poils du menitum; *orl*, poil adoral.

Source : MNHN, Paris

légèrement scléritisées. Les séparations transversales rappellent une segmentation dont la trace s'estompera chez les stases ultérieures où l'on verra les *sclérites élémentaires* confluer pour constituer les sclérites dorsaux et tout particulièrement la plaque centro-dorsale D.

Les poils sont en forme de cuillère allongée, peu profonde, à *surface muriquée*. Ils sont couchés vers l'arrière, leur face convexe étant dorsale. Ils présentent tous ces mêmes caractères, mais *leur taille diminue régulièrement de l'arrière vers l'avant*, le plus petit étant *a2*.

• ***Aspidosoma***

Cette région est *divisée en deux parties par la carène transversale*.

L'***aspidosoma postérieur*** est constitué par le sclérite A qui est un *bouclier chitineux* arrondi vers l'avant et tronqué vers l'arrière. Sa surface est marquée par deux légères dépressions longitudinales parasagittales. Dans la région latéro-postérieure on note la présence de 3 ***pores*** de chaque côté. Il serait tentant de les assimiler à 3 paires de pores, car ces perforations de la cuticule constituent un ensemble symétrique. *Leur nombre est constant* chez les larves que nous avons observées. Ils sont parfois alignés ou disposés en triangle, mais dans tous les cas, leur agencement respecte une certaine symétrie. Plus en avant et près du bord antiaxial se trouvent 2 paires de poils très amoindris *Pa* et *Pm* (notation COINEAU, 1963, p. 196). Ils sont courts et offrent l'aspect de minuscules massues.

La partie antérieure du prodorsum correspond à cette *région frontale subverticale, qui se prolonge par le naso*, que l'on voit s'avancer au-dessus de la base des chélicères. *On retrouve ici, en moins accusés, les principaux caractères de l'adulte*. Les trichobothries prodorsales *bo* présentent un poil qui se termine en spatule muriquée. La figure 13 le représente selon ses deux orientations principales. Juste au-dessus de la *cornée supérieure cs* du naso, on reconnaît la *paire de poils Po*. Ils sont *très amoindris*, réduits à l'état d'un minuscule bâtonnet et cette paire se manifeste de diverses manières comme chez l'adulte d'ailleurs. Les deux poils peuvent être soit largement séparés, soit au contraire très proches. Il peut même arriver que leurs alvéoles confluent ; la paire peut enfin s'exprimer par un seul poil souvent bifide. Cette variabilité pose déjà le problème de l'origine des poils impairs sagittaux. Chez un animal à symétrie bilatérale, la présence d'un organe impair situé dans le plan de symétrie semble s'expliquer le plus souvent, s'il est primitif, par une origine paire. *Caeculus echinipes* offre les étapes de ce type de régression numérique qui conduit au poil impair. Cette question sera reprise dans un chapitre ultérieur.

• ***Région ventrale de l'idiosoma***

Ce terme désigne le corps privé du gnathosoma. Il est *très pauvre en poils*. Les épimères en comptent 3 paires : *Ep I a* et *Ep I b* sur les épimères I ; la troisième est sur les épimères III, *Ep III*, les épimères II en étant dépourvus.

Dans la ***région sternale*** et ***périanale***, les téguments sont mous et fortement plissés. On y trouve *une seule paire de poils* (*h*), placés en arrière et de chaque côté des ***paraproctes***. Sur ces dernières, on peut distinguer, avec un peu d'attention, *trois minuscules fossettes* qui semblent posséder un granule en leur centre. Il s'agit là de ***poils vestigiaux***.

• ***Le gnathosoma***

Nous dirons peu de chose à son sujet. *Il rappelle ce que nous montre l'adulte à* ceci près, que certaines structures y sont difficiles à voir en raison de leur taille. Ces larves sont pourvues de *trachées chélicériennes* qui débouchent par un processus néostigmatique au-dessus de la base des chélicères, où des *péritrèmes* les prolongent.

L'*infracapitulum* porte deux paires de poils génaux *h 1* et *h 2* et seulement une paire de poils adoraux *or I*. La région buccale est semblable à celle de l'adulte.

Autres caractères

La larve possède *4 paires de* ***lyrifissures*** (= *cupules* = *organes lyriformes*), pour lesquelles nous reprenons la notation de GRANDJEAN (1944, p. 40, fig. 1 et p. 46) : *ia*, *im*, *ip*, *ih*. *Leur développement s'arrête d'ailleurs là*, les nymphes et les adultes possèdent les mêmes.

Source : MNHN, Paris

On retrouve d'autre part les ***épines supracoxales*** *e* et *eI* qui offrent des caractères assez semblables à ceux qu'elles présentent chez l'adulte.

Les ***glandes coxales*** sont au nombre *de 5 paires*. La plus postérieure se situe au niveau des coxae III ; les autres débouchent, comme chez l'adulte, dans le *canal podocéphalique cpc*.

Notons enfin, fig. 45 B, D, la présence de l'organe de Claparède.

3) LES AUTRES LARVES DE *CAECULIDAE*

L'observation de larves appartenant à plusieurs genres de *Caeculidae* laisse une impression d'uniformité que vient aussitôt nuancer un examen plus attentif. *Leur forme générale et leur chétotaxie sont fondamentalement identiques, mais on retrouve en chacune d'elles la personnalité du genre ou de l'espèce considérée.*

Quelques larves seulement avaient fait l'objet d'une description qui restait parfois sommaire : dans l'ordre chronologique :

Procaeculus willmanni, Vitzthum 1933 (VITZTHUM 1933, p. 88, fig. 5) ;

Allocaeculus sudanensis Trägardh 1904 (ANDRÉ 1936, p. 110, fig. 13-14) ;

Microcaeculus pisanus André 1936 (ANDRÉ 1936, p. 123, fig. 29-30) ;

Caeculus pettiti Nevin F. R. 1943 (NEVIN 1945, p. 195, fig. 1-2) ;

Caeculus echinipes crosbyi Jacot 1936 (FRANZ 1952, p. 98, fig. 2) ;

Microcaeculus tibettsi (Higgins et Mulaik) n. comb. 1958 (HIGGINS et MULAIK 1958, p. 18, fig. 4).

Il faut ajouter à cette liste de description illustrées, les observations dont GRANDJEAN fait part dans certains travaux (1944 a, p. 46 ; 1946 a, p. 67 et 71).

Dans des publications antérieures, nous avons donné la description de trois larves dont nous reprenons quelques figures.

Allocaeculus catalanus Franz, 1952, fig. 46 (COINEAU Y. 1966, fig. 1) ;

Microcaeculus hispanicus, Franz, 1952, fig. 48 (COINEAU Y. 1966, fig. 1) ;

Neocaeculus luxtoni Coineau Y. 1967, fig. 47 (COINEAU Y. 1967, fig. 2).

Nous nous proposons de compléter cette série en faisant connaître en plus de celle de *Caeculus echinipes*, les larves de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. (fig. 50 A) et de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 (fig. 50 B) ainsi que la larve d'un nouveau genre d'Amérique du Sud : *Andocaeculus* n. gen. (fig. 51 B). Nos observations ont également porté sur d'autres espèces du genre *Caeculus*, *Neocaeculus*, *Procaeculus*. Nous avons enfin pensé qu'il serait utile de figurer le type de la larve de *Procaeculus willmanni* (fig. 51 A) car elle fut la première à être décrite, et il est nécessaire d'apporter quelques précisions à son sujet. Elle nous fournit un exemple appartenant à un sixième genre de *Caeculidae*.

a) *Caractères communs*

Ce sont des larves *hexapodes libres et actives*, dont le *tégument plissé* est susceptible de se distendre largement, surtout dans la région postérieure ventrale. Au début de leur existence, elles sont fortement ridées et plus ou moins hexagonales ; à l'approche du stade pupal, elles deviennent piriformes.

L'***aspidosoma*** *est constitué, comme chez l'adulte*, par un large sclérite A dont la sclérotisation et la mélanisation ne sont toutefois pas aussi accusées. Sa forme est généralement quadrangulaire arrondie aux angles et ce n'est que plus tard que s'affirmera sa morphologie. Dans sa région postérieure et de chaque côté de légères dépressions longitudinales, on note la présence de *pores* qui sont le plus souvent au nombre de trois comme chez *Caeculus echinipes* (fig. 45 A), *Allocaeculus sudanensis* Trägardh (ANDRÉ 1936, fig. 13) et *Microcaeculus hispanicus* F (fig. 48 B) ou parfois de 4 ou 5 (*A. catalanus* fig. 46 ; *M. st. delamarei* n. ssp., fig. 50 A ; *Neocaeculus luxtoni*, fig. 47 A).

A la ***face dorsale de l'hystérosoma*** on remarque toujours une *succession de sclérites élémentaires*, mal définis, qui s'étendent autour de la base des poils où ils sont cernés par des zones ridées

Source : MNHN, Paris

qui rappellent la segmentation primitive. De leur *union* résulteront les grands *sclérites dorsaux*, et tout particulièrement la plaque centrodorsale *D* dont le territoire est morcelé chez la larve en 6 sclérites élémentaires.

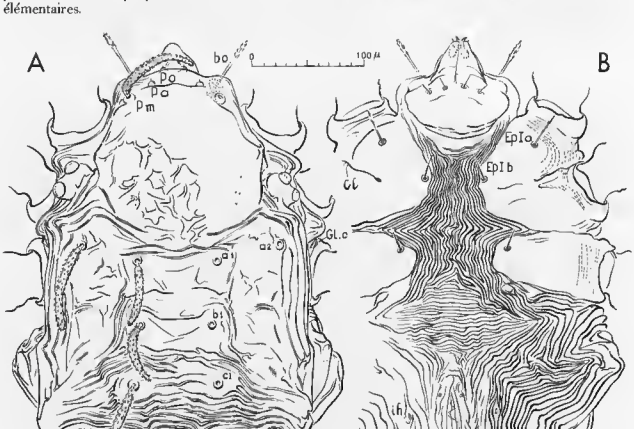


FIG. 46. — Larve de *Allocneculus catalanus* Franz 1954. A : Face dorsale; B : Face ventrale (d'après COINEAU, 1963, fig. 1). On notera le grand développement des poils dorsaux de l'opisthosoma et la réduction des poils *Po* et *Po* de la région antérieure de l'aspidosoma. La face ventrale montre des poils vestigiaux sur les paraproctes.

La ***chétotaxie*** *de cette région est à la fois fortement régressive et fondamentalement constante.* C'est seulement au niveau de son expression que se manifestent les variations qui caractérisent les genres et les espèces. On distingue de l'avant à l'arrière :

– les trichobothries prodorsales *bo* ;

– les poils *Po*, *Pa*, *Pm* du prodorsum ;

– sur l'hystérosoma, l'alignement longitudinal paraxial 1 composé des poils *a 1*, *b 1*, *c 1*, *d 1*, *e 1* et, dans sa région latérale antérieure, le seul représentant de l'alignement longitudinal antiaxial 2 qu'est le poil *a 2*.

Ce dernier poil est généralement *le plus amoindri* (fig. 50 A) *et peut-être le plus faible* de ceux de la face dorsale de l'hystérosoma. Son absence ne serait pas étonnante, mais nous ne l'avons jamais constatée. Il n'était pas figuré sur la larve de *M. pisanus* André 1936, qui semblait alors faire exception. La préparation typique obligeamment communiquée par M. ANDRÉ, permit de constater qu'il

Source : MNHN, Paris

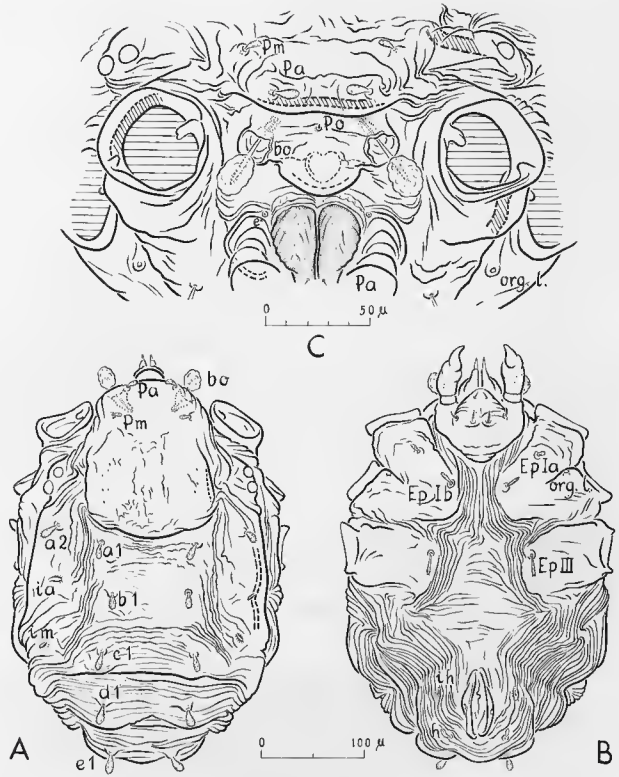


FIG. 47. — Larve de *Neocaeculus luxtoni* COINEAU, Y. 1967. A : Corps en vue dorsale ; B : Corps en vue ventrale ; C : Vue frontale de la région antérieure du corps (d'après COINEAU, 1967, fig. 2).

Source : MNHN, Paris

existait bien, mais qu'il était réduit à l'état d'un minuscule bâtonnet (COINEAU, 1968, p. 147). Il faudrait voir s'il n'en est pas de même chez *M. tibettsi* Higgins et Mulaik 1958 (p. 18, fig. 14). Dans la *région dorsale de l'hystérosoma*, les *poils* présentent généralement un *gradient de taille*, leur dimension allant en *diminuant de l'arrière vers l'avant*, les poils *d 1* et *e 1* étant les plus grands et *a 2* le plus amoindri. Il n'en est toutefois pas ainsi chez *Allocaeculus catalanus* (fig. 46 A) chez lequel le gradient est en sens inverse. Mais représente-t-il vraiment une exception? Ce gradient de taille inversé correspond à celui que l'on trouve régulièrement chez les autres stases des animaux du même groupe. D'autre part, dans ce type de *Caeculidae*, les poils qui sont parmi les plus forts, et qui relèvent vraisemblablement de la paléotrichie, sont nettement plus développés que les poils secondaires qui procèdent de la néotrichie et leur disparition n'est pas, comme nous le verrons chez d'autres formes, annoncée par un amoindrissement préalable (fig. 3, COINEAU, 1963). Les poils *Po* et *Pa* sont par contre, considérablement réduits. Il semble donc que dans cette catégorie de *Caeculidae*, les poils de l'hystérosoma ont échappé à l'action de ce processus évolutif. Il n'est pas impossible que l'acquisition de ce caractère que constitue *le gigantisme relatif des poils paléotriches* soit *de nature secondaire*, et constitue une modalité antagoniste vis-à-vis d'un processus évolutif profond commun à l'ensemble du groupe. Les *Allocaeculus homotriches* tels que *Allocaeculus sclerodermatus* André 1945 (fig. 66) chez lesquels les poils offrent une dimension assez uniforme, seraient peut-être susceptibles d'apporter la réponse.

Les larves ont un ***naso*** *semblable à celui de l'adulte* et possèdent deux paires d'yeux latéraux, portés ensemble, de chaque côté, par un sclérite en relief déjà bien constitué. L'œil postérieur est généralement le plus gros, comme on le voit nettement chez *M. st. delamarei* n. ssp. (fig. 50 A).

Le ***gnathosoma*** présente une *constitution et une chétotaxie comparables* où l'on retrouve les particularités des *adultes*. Toutes les larves connues ont des trachées qui se prolongent par un processus néostigmatique et des péritrèmes ; leurs chélicères ont le même aspect général et le même poil *ch*. L'infracapitulum porte deux paires de poils *h 1*, *h 2*, et une seule paire de poils adoraux, *or 1*.

À la ***face ventrale de l'idiosoma***, la chétotaxie est encore plus pauvre. La région épimérique ne porte que 3 paires de poils : deux sur l'épimère I, le troisième sur l'épimère III, le second épimère en étant dépourvu. En arrière sur la peau plissée de l'opisthosoma, se situe la paire de poils *h* de chaque côté des paraproctes. Ces dernières sont dépourvues de poils normaux chez toutes les espèces examinées, mais elles ont par contre de minuscules fossettes tégumentaires qui représentent des *poils vestigiaux*.

Les larves possèdent enfin divers organes dont il sera question plus en détail au sujet des adultes. Il s'agit :

— des *tyrifissures ia*, *im*, *ip*, *ih* ; les deux premières sont bien visibles à la face dorsale, la dernière se décèle avec un peu d'attention au voisinage du poil *h*, mais il n'en est pas de même pour *ip* qui se cache dans les plis de la région latérale. Il faut avoir un animal bien dilaté pour la repérer ;

— des *épines supracoxales e* et *e 1* ;

— des *glandes coxales* ;

— par contre, un intérêt particulier doit être apporté à l'*Organe de Claparède* qu'on ne retrouve plus chez les stases ultérieures.

b) ***L'Organe de Claparède***

C'est un *organe énigmatique que l'on rencontre chez beaucoup d'Acariens actinochitineux chez lesquels il ne peut exister qu'aux stases prélarvaires et larvaires*. Les *diverses hypothèses* concernant sa nature et sa fonction se traduisirent par une *multitude d'appellation* : urstigma, urpore, appendice, glande, papille, verrue, organe larvaire, verrue coxale... Pour remplacer ces nombreux termes qui servaient à désigner un même organe, CRANDJEAN (1940, p. 337) le nomma « ***Organe de Claparède*** » en l'honneur du célèbre naturaliste qui dès 1868, le figura le premier dans l' « œuf » de *Hoplophora contractilis* où il constituait un « repli épais semi-lunaire sur la peau » (p. 514, pl. XXXIV, fig. 1 et 2 *a*).

Nous utiliserons cette appellation qui ne préjuge en rien de sa fonction. Rappelons brièvement ce que l'on sait sur cet organe et laissons au lecteur le loisir de compléter son information dans les deux principaux travaux que CRANDJEAN a consacrés à cette étude (1946 a, et 1955 b).

Source : MNHN, Paris

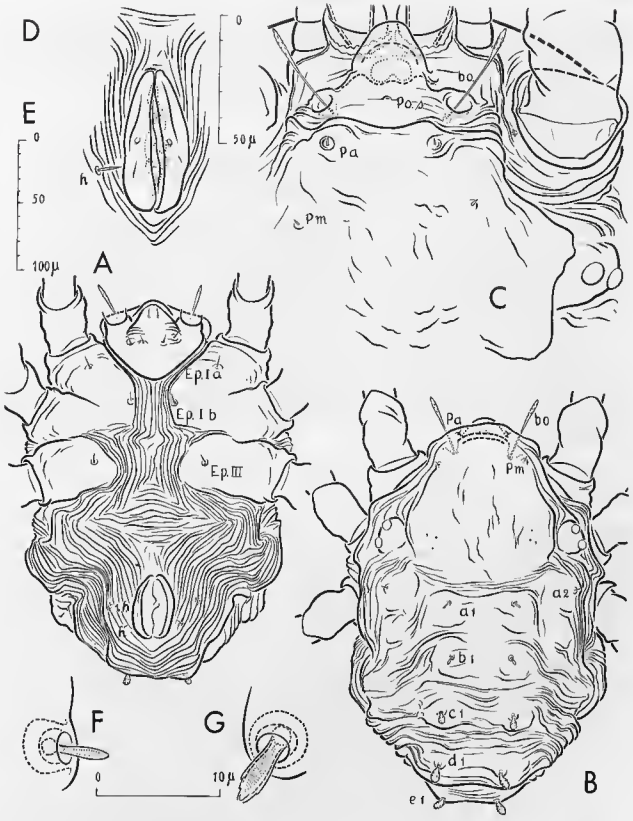


FIG. 48. — Larve de *Microcaeculus hispanicus* Franz 1932. A : Corps, face ventrale; B : Corps, face dorsale; C : Vue oblique de la partie antérieure de l'aspidosoma; E : Paraproctes montrant une paire de poils vestigiaux; F : Poil *a2*. G : Poil *b1* (d'après COINEAU, 1966, fig. 1). On remarquera les pores dans la région latéro-postérieure de l'aspidosoma. D'autre part, le poil *Pos* en C, qui est vestigial chez la larve, n'existe plus chez les stases plus âgées.

Source : MNHN, Paris

Il est inconnu chez les Anactinotrichida et sa répartition est très inégale chez les Actinotrichida. Il est toujours présent chez les Oribates et les *Endeostigmata*, alors qu'il a disparu chez les *Tetrapoditi* et les *Tarsonemini*. Certains *Prostigmata* et *Acaridiae* le possèdent, alors que d'autres en sont dépourvus.

Il se situe généralement comme on peut le voir *chez Caeculus echinipes* (fig. 45 B, *Cl*) *dans la région antiaxiale du bord antérieur des épimères II*, au contact du *sillon épimérique* 2. Cette implantation est toutefois sujette à des variations et chez les *Acaridiae*, il appartient exclusivement au premier métamère du podosoma.

• Le plus remarquable et vraisemblablement ***l'un des plus primitifs***, est celui d'*Epilohmannia cylindrica* (Berl.) (Oribate) (fig. 49 A) qui fut décrit par GRANDJEAN (1946 a, fig. 64-65). Chez cette espèce, il a l'aspect d'un appendice *relativement long, multisegmenté* et claviforme. Il compte dix articles et son extrémité distale est hémisphérique.

• Le type primitif demeure assez exceptionnel, ***le plus courant*** correspondant à une *forme plus régressée* quoique non minuscule. *Damaeus onustus* Koch (fig. 49 C et D) en est un excellent exemple qui fait l'objet d'une étude analytique et descriptive particulièrement précise de la part de GRANDJEAN (1955 b). C'est une protubérance arrondie et lisse qui émerge d'une fenêtre ectostracale ouverte dans la cuticule de l'épimère I au contact du sillon 2, non loin de l'ouverture de la patte II. Il est coiffé par une *écaille protectrice*, en coquille, ornée de trois sillons ramifiés. Celle-ci est actinopilineuse et correspond à un poil fortement modifié implanté sur le bord du trou ectostracal et relié à l'Organe par une mince membrane. La cuticule épimérique développe enfin autour de l'organe de Claparède et de son écaille un grand *tectum protecteur* mince, en calotte échancrée en arrière du côté paraxial.

L'organe lui-même, est court et constitué par une calotte chitineuse mince faiblement bombée, qui se tient au sommet d'un cylindre à parois épaisses sur lequel se retrouvent vaguement des traces de segmentation. Il possède deux tendons correspondant à des muscles qui lui confèrent sans doute une certaine mobilité. Il peut entraîner indirectement l'écaille dans ses mouvements alors que le tectum reste fixe.

• ***Le type le plus régressif*** est offert par *Cyta* (Bdelle) où il se présente sous la forme d'une *protubérance lisse à très faible relief, située à fleur de peau* (GRANDJEAN, 1938 d, p. 18 et p. 8, fig. 1 B).

C'est parmi ces formes très régressives qu'il faut situer l'Organe de Claparède des Caeculidae (GRANDJEAN, 1938, p. 47). *Il est enfoui comme chez Anystis*, mais alors que chez ce dernier, il se présente sous la forme d'une minuscule convexité, il apparaît chez les *Caeculidae* comme une dépression à parois minces (fig. 45 D). On ne peut toutefois pas réduire sa description à celle d'une simple fossette tégumentaire car sa surface interne est irrégulière. Nous avons isolé un certain nombre d'épimères II de la larve de *M. st. delamarei* n. ssp., et pour les préparer nous avons utilisé des techniques variées afin de bien nous assurer que les plis et les bosses que nous observions n'étaient pas de simples artefacts.

• ***Examiné sur l'animal en orientation ventrale***, fig. 49 G, il se présente comme une petite ouverture dont le rebord, relativement large et arrondi, s'élève au-dessus du tégument en constituant une sorte de verrue quasi-circulaire, largement aplatie dorso-ventralement. Le plan de l'ouverture est nettement incliné vers l'avant.

Si l'on observe cette ouverture *de face*, on constate que son bord interne n'est pas absolument circulaire. Dans sa partie la plus antérieure et la plus dorsale, on voit naître un pli qui sépare deux sillons, que l'on peut suivre jusqu'au fond de la poche.

• ***L'observation du profil de la cavité en orientation dorso-ventrale***, fig. 49 E, montre qu'elle conserve pratiquement la même largeur jusqu'au fond.

• Il n'en est pas de même ***en vue latérale*** (fig. 49 E). Dans cette orientation, on voit la poche s'enfoncer obliquement vers l'arrière en s'amincissant en bateau.

Source : MNHN, Paris

L'organe de Claparède présente donc ici un caractère vestigial et il semble bien délicat de tenter d'interpréter ses structures dans leur détail. Remarquons simplement qu'il est *enfoui dans le tégument* comme le sont d'autres organes chez ces Acariens (*famulus*, solénidions, poil « *k* », épines supracoxales).

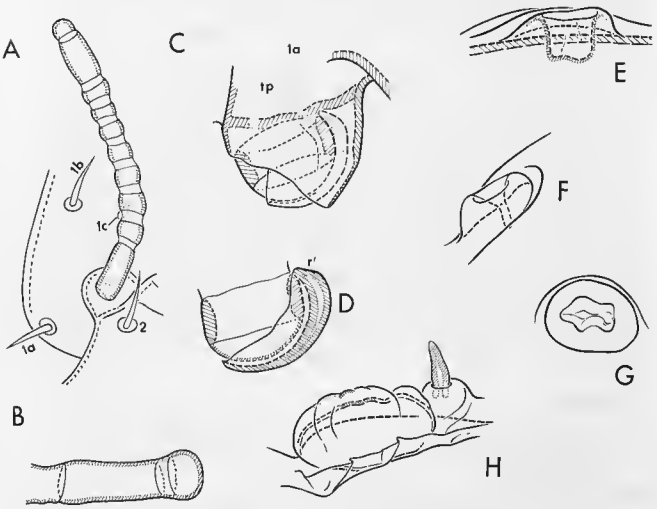


FIG. 49. — Principaux types d'organes de Claparède et de papilles génitales chez les *Actinotrichida*, les *Caeculidae* (E, F, G, H) représentant ici les formes les plus régressives. *Organes de Claparède* (A, C, D, E, F, G). Les figures se distribuent selon trois colonnes verticales, le type le plus primitif étant à gauche, le plus régressif (*Caeculidae*) à droite et le type moyen au centre. A : *Epilohmannia cylindrica* (Berl.) : chez cette espèce, il est très développé et multiarticulé (d'après GRANDJEAN, 1946 *a*, fig. 1 C); C : *Damaeus onustus* Koch : l'organe, l'écaille et le tectum représentés en projection latérale ordinaire (perpendiculaire au plan de symétrie); D : Figure un peu schématique montrant l'organe et son écaille l'orientation ne diffère pas beaucoup de celle de la figure précédente, mais l'écaille est supposée vue du côté paraxial de sorte qu'une des oreilles, *r''*, est entièrement cachée et n'est pas dessinée; l'autre oreille, *r'*, a été mise sur le contour apparent de l'écaille; les tendons *1a* et *1p* sont supprimés (d'après GRANDJEAN, 1955 *b*, fig. 2 B et C); E, F, G : *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., organe de Claparède particulièrement régressif observé selon ses trois orientations principales. *Papilles génitales* (B, H). B. — *Epilohmannia cylindrica* (Berl.) : une papille génitale de la tritonymphe (d'après GRANDJEAN, 1946 *a*, fig. 1 D). On remarquera qu'elle est très allongée et multiarticulée; H : *M. st. delamarei* n. ssp. : seconde papille génitale d'un mâle.

Cependant, si cette propension à l'enfouissement de phanères vestigiaux est particulièrement remarquable chez les *Caeculidae*, la tendance à l'invagination de l'Organe de Claparède dans son logement n'est pas propre à cette famille. Cet amoindrissement est même un caractère fréquent et *l'état vestigial confère une certaine* ***force*** *à ces organes qui persistent chez des prélarves que l'inhibition calyptostatique a réduites à l'état de deutovum* (fig. 35 A, B, C).

Chez les Caeculidae, il offre une *morphologie très homogène* et les différences sont minimes.

Source : MNHN, Paris

Chez *M. sabulicola* par exemple, la verrue est plus régulièrement circulaire et se détache plus nettement sur le tégument épimérique. La poche est enfin proportionnellement moins profonde.

Cet organe énigmatique est étonnant à bien des égards dans le domaine de l'évolution. C'est à GRANDJEAN que revient le mérite d'avoir montré que l'Organe de Claparède avait des *rapports avec les papilles génitales* (1946, 97, p. 70-75). Ce sont des *organes homéotypes qui se succèdent dans l'ontogenèse et dont les évolutions sont parallèles*. Ils ne coexistent jamais chez le même animal, les verrues génitales apparaissent à la première nymphe alors que l'Organe de Claparède se rencontre exclusivement chez les prélarves et les larves.

D'autre part, leur structure est absolument comparable, comme on peut en juger, par exemple, d'après la papille génitale de l'Organe de Claparède de *Epilohmannia cylindrica* (49 B). Cette règle est confirmée par les formes extravagantes : chez *Histiostoma*, les *verrues génitales* ont, comme l'*Organe de Claparède*, la forme d'une semelle de chaussure. Lorsque l'organe présente une dimension plus modeste, et une morphologie plus simplifiée, on constate que les papilles génitales qui apparaissent chez les nymphes ont fait l'objet d'une régression parallèle qui ne respecte toutefois pas une proportionalité définie. Le *parallélisme dans l'évolution régressive* est tel qu'on peut dire que tout se passe comme si les papilles et l'organe avaient disparu simultanément à toutes les stases, à de rares exceptions près, pour lesquelles on peut invoquer la loi du retardement.

Ce parallélisme se manifeste également dans l'évolution numérique progressive comme le montrent certains Hydracariens chez lesquels le dédoublement de l'Organe de Claparède correspond à une plethotaxie des papilles génitales (GRANDJEAN, 1939 g, p. 399-401, fig. 3 c).

Dans l'évolution de cette série d'organes homéotype, les *Caeculidae* offrent un exemple où les papilles génitales et l'Organe de Claparède sont particulièrement régressifs. C'est ce que montre le profil d'une papille génitale de *M. st. delamarei* n. ssp. Sur la figure 49 E, nous avons rassemblé trois exemples d'Organes de Claparède qui montrent de gauche à droite, les principaux degrés de régression que peut offrir cet organe. Parallèlement à cela, nous avons figuré les papilles génitales des cas extrêmes qui se trouvent réduites à une minuscule convexité ridée, sessile.

c) ***Différences***

Les variations morphologiques du corps que l'on observe chez les *Caeculidae*, peuvent se situer *au niveau générique*, ou constituer simplement des caractères *spécifiques*.

Les larves présentent tout d'ahord le *profil antérieur* que l'on connaît chez les adultes du genre auquel elles appartiennent :

— Le naso et les chélicères sont largement découverts chez *Neocaeculus* (fig. 47 A), *Allocaeculus* (fig. 46 A) et *Procaeculus* (fig. 51 A).

— Il est au contraire caché par la carène transversale qui s'avance en visière chez *Caeculus* (fig. 45 A), *Microcaeculus* (fig. 50 A et B) et *Andocaeculus* n. gen. (fig. 51 B).

Ces caractères qui sont accusés chez l'adulte, sont en fait fortement estompés chez la larve. On les voit s'affirmer au cours du développement. Ce phénomène est très net chez *N. knoepffleri*. Sa larve présente un pronotum proportionnellement plus allongé que celui de *N. luxtoni*, mais le naso reste découvert en vue dorsale au cours des premières stases. La visière triangulaire qui s'avance au-dessus de lui se développe à partir de la deutonymphe et acquiert son aspect caractéristique chez la tritonymphe. Les larves présentent donc, dans la région qui offre le plus de particularités chez les adultes, une constitution semblable à celle des stases ultérieures, mais avec leurs particularités moins accusées. La morphologie du prodorsum antérieur des *Caeculidae* adultes est construite à partir des *structures fondamentales communes* qui ont été soumises à des *déformations de nature vraisemblablement secondaire* et qui sont probablement, *chez les larves, l'objet d'une régression qui tend à uniformiser leur aspect.*

Certains poils ou organes remarquables, caractéristiques du genre se retrouvent chez les larves :

Source : MNHN, Paris

— bothridies saillantes avec un poil court : *Neocaeculus* (fig. 47 C);
— bothridies à brachytrachée, poil *Po* énormes, péritrèmes bien développés : *Procaeculus* (fig. 51 A).

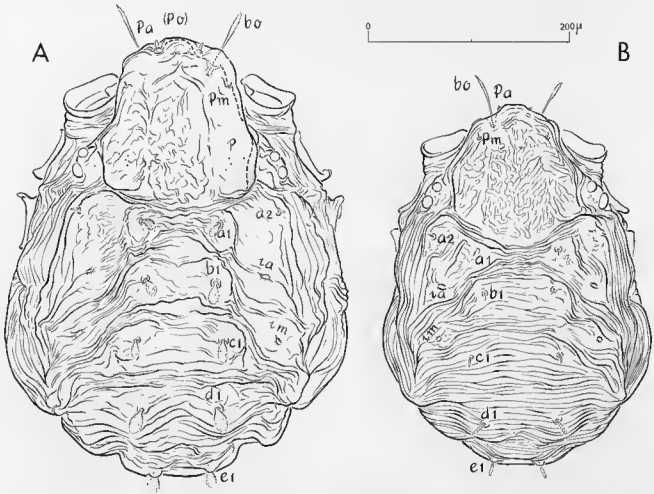


FIG. 50. — Larve de deux espèces de type différent appartenant au genre *Microcaeculus*. A : *M. steueri delamarei* n. ssp., grosse espèce néotriche; B : *M. subulicolu* Franz 1952, petite espèce sanulicole à chétotaxie régressive.

Elles présentent aux paraproctes des poils vestigiaux dont le nombre semble constant pour un même genre :

— *Caeculus* (d'après 2 espèces) présente 3 paires de poils vestigiaux;
— *Allocaeculus*, 2 paires;
— *Neocaeculus*, 1 paire;
— *Microcaeculus*, offre une ***atrichosie paraproctale*** qui semble de règle chez la larve. Cependant, la disparition n'est pas absolue, et l'on note des écarts. Certains spécimens de *M. hispanicus* (COINEAU, 1966, p. 26) et de *M. st. delamarei* n. ssp., présentent un vestige asymétrique ou une paire.

La formule primitive correspond très probablement à 3 paires de poils normaux. Les différentes formules résultent d'une régression morphologique et numérique au cours de laquelle les stases se montrent indépendantes.

Les différences qui correspondent à des caractères spécifiques sont nombreuses dans le détail. Elles concernent les dimensions, les proportions, l'ornementation tégumentaire, l'épaisseur des téguments, l'espacement des plis, la morphologie des poils. On le constatera en examinant les figures que

Source : MNHN, Paris

nous donnons de plusieurs espèces, notamment *M. st. delamarei* n. ssp. et *M. sabulicola* représentés côte à côte à la même échelle. Ces deux espèces offrent un intérêt supplémentaire, car elles appartiennent à deux types très différents au sein d'un même genre :

— *M. st. delamarei* n. ssp. est une grosse espèce à forte tendance néotriche.
— *M. sabulicola* est plus petite et sa chétotaxie est nettement régressive.

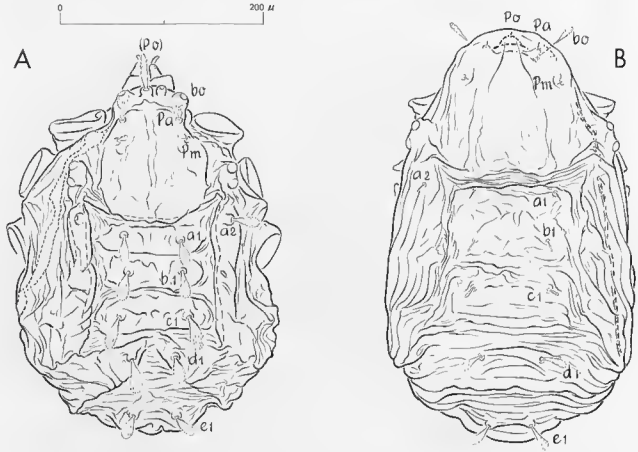


FIG. 51. — Larves appartenant à deux genres très différents de *Caeculidae*. A : *Procaeculus willmanni* Vazirani 1933, type (Amérique centrale) ; B. *Andocaeculus* sp. n. gen. (Chili).

Ces deux tendances se retrouvent chez les larves. Leurs poils dorsaux de l'hystérosoma sont également affectés par le gradient dont il fut question précédemment, mais chez *M. sabulicola*, l'ensemble des poils est nettement plus amoindri.

B – LES STASES NYMPHALES ET L'ADULTE

INTRODUCTION

Au cours de l'ontogénèse, la stase larvaire est suivie de trois nymphes octopodes libres qui précèdent l'adulte. Outre l'*accroissement de taille*, le passage d'une stase à l'autre se manifeste au niveau du squelette chitineux par l'*acquisition de caractères* qui concernent surtout la région génitale et la chétotaxie. *Le plus souvent, ces modifications sont matériellement positives et cumulatives.* Il en résulte

Source : MNHN, Paris

alors une *complication progressive* particulièrement *nette pour la chétotaxie*. L'apparition et la différenciation des poils ne sont pas des phénomènes anarchiques, elles semblent obéir à des lois rigoureuses que nous nous proposons de tenter d'entrevoir. Certains poils reçoivent une différenciation particulière (trichobothries, eupathidies...) qui leur confère la valeur d'organes sensoriels relativement élaborés. La plupart demeurent au contraire des organes insignifiants dont le rôle vital est sans doute presque nul, et pour lesquels les variations brutales, discontinues (présence-absence) ne sauraient être justifiées en invoquant des réactions adaptatives. *Or ces variations s'effectuent dans des directions précises, au sein d'un même phylum. Elles sont la manifestation de causes profondes, orthogénétiques.*

À maintes reprises, et notamment en 1951 (b), CRANDJEAN a souligné l'intérêt que présente l'observation de ces « ***petits caractères discontinus des Acarieus*** » lorsqu'on envisage l'étude des rapports onto-phylogénétiques. *Dégagés des contraintes du milieu*, ils offrent une *nature plus simple, et leur abondance permet* de multiplier les observations et *de faire intervenir la statistique.*

Au sujet des Collemholes, GISIN (1967, p. 122) tient des propos assez comparables : « Pour démêler plus facilement les principales lignées généalogiques, on s'appuyera de préférence sur des caractères probablement non adaptatifs, parce que ceux-ci présentent moins de risques d'être apparus indépendamment à plusieurs reprises au cours de l'évolution. La chétotaxie, avec ses variations portant sur l'emplacement, la disparition ou la différenciation des poils offre certaines garanties de fournir de tels caractères. »

Nous suivrons tout d'abord l'apparition des poils sur le corps de Caeculus echinipes en essayant de retrouver à chaque stase, les poils homologues de ceux qui existaient à la stase précédente. Ceux qui s'avèrent nouveaux seront alors nommés en raison de leur situation, et dotés du sigle de leur stase d'apparition : N I, N II, N III, Ad, les poils larvaires étant dépourvus de date ontogénétique.

Les comparaisons avec des études semblables effectuées sur des espèces voisines, puis élargies à des genres différents nous *permettront de dégager quelques tendances évolutives profondes.*

À une même stase les différents individus d'une même espèce n'offrent pas toujours une chétotaxie rigoureusement identique : on note des fluctuations asymétriques parfois fréquentes. *La stase d'apparition probable* d'un poil est celle à partir de laquelle ce poil existe plus souvent qu'il ne manque. Certains poils habituellement présents peuvent être absents, de la même façon que d'autres normalement absents peuvent exister. C'est ce que CRANDJEAN (1939 a, p. 862) a qualifié d'***écart***, dans le temps, à l'organogenèse. Il a préféré par la suite le terme de ***vertition*** (de *vertere* : retourner, changer) (CRANDJEAN, 1952 e) pour désigner ce phénomène.

Ces variations individuelles ne sont généralement pas appréciées par les systématiciens qui regrettent de ne pas trouver dans ces caractères, la rigueur qu'ils attendaient. En fait, *ces fluctuations ne sont pas essentiellement dues au hasard.* Dans un même phylum, des espèces voisines peuvent montrer les mêmes caractères instables à l'état normal et constant. *Leur intérêt du point de vue de l'évolution est indéniable.* Les vertitions ne doivent donc pas être confondues avec les ***anomalies*** qui *offrent au contraire, un caractère exceptionnel et* qui ne se présentent pas à l'état normal dans le phylum.

L'étude des vertitions dans un clone de *Platynothrus peltifer* (Acarien Oribate) a permis à GRANDJEAN de préciser quelques caractères de ces variations. *Les vertitions elles-mêmes ne sont pas héréditaires, mais c'est leur probabilité d'avoir lieu à un niveau donné de l'ontogenèse qui est transmise.* Au cours de la phylogenèse, cette probabilité augmente et le caractère qui était aléatoire devient constant. C'est une ***évolution vertitionnelle***.

La face dorsale du corps a retenu plus particulièrement notre attention car elle offre un réseau chétotaxique mieux structuré que ce que l'on peut observer à la face ventrale. L'établissement des homologies paraît donc moins hasardeuse.

1) DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DE LA CHÉTOTAXIE CHEZ *CAECULUS ECHINIPES* DUFOUR

L'étude qui va suivre a porté sur une population de *Caeculus echinipes* récoltée dans le massif du Canigou (Pyrénées-Orientales, France), sous des plaques gélives, dans un chaos de gneiss, au col du Ras-des-Cortalets, à 2 200 m d'altitude.

Source : MNHN, Paris

a) ***Chétotaxie dorsale*** (fig. 52)

Afin d'en faciliter la comparaison, j'ai disposé les trois nymphes côte à côte en les ramenant à des dimensions sensiblement égales. Les grossissements différents sont indiqués par leurs échelles respectives placées au-dessous. Cette présentation met en valeur l'allométrie majorante de l'opisthosoma qui se développe relativement plus que l'aspidosoma. Son augmentation de taille n'est pas uniforme, l'arrière du corps s'élargit nettement plus que les autres régions. Chez la protonymphe, la face dorsale est plus ou moins elliptique et peut s'inscrire dans un rectangle. Chez l'adulte au contraire, elle est ovoïde ou trapézoïdale.

α) ***La protonymphe*** (fig. 52, NI)

Le passage de la chétotaxie larvaire à celle de la protonymphe est marqué, *sur l'aspidosoma*, par une modification de l'aspect des poils *Pa* qui, de bacilliformes et lisses, deviennent claviformes et muriqués. Les poils *Pm* s'étoffent également. Dans la région latéro-postérieure, au niveau des yeux, apparaît une paire de poils *Pp* du même type.

Sur l'opisthosoma, on reconnaît l'alignement longitudinal larvaire paraxial *1* avec les poils *a1*, *b1*, *c1*, *d1*, *e1* et l'on voit se constituer l'alignement longitudinal antiaxial *2*. Chez la larve, ce dernier ne présentait que le poil *a2*. À la protonymphe, on voit apparaître *b2 NI*. Ces deux poils sont nettement plus petits que ceux de l'alignement paraxial. Ils s'intègrent par ailleurs aux alignements transverses que constituent respectivement les paires des poils *a1* et *b1*.

β) ***Les autres stases*** (fig. 52, NI, NII, NIII ; fig. 53, Ad.)

• *L'aspidosoma.* — Sa forme se modifie progressivement, sa région postérieure tend à s'élargir alors qu'il se rétrécit au niveau des pattes et s'avance en visière au-dessus du gnathosoma. Du point de vue de la chétotaxie, on ne note pas de modifications vers l'avant où l'on reconnaît jusqu'à l'adulte, les poils *Po*, *Pa*, *Pm* et la paire de trichobothries *bo*. La paire *Po* s'exprime tantôt sous la forme d'une paire, tantôt par un poil impair et parfois par deux poils à racine commune qui se présentent sous la forme d'un poil fourchu dès la hase. Nous reviendrons ultérieurement sur le poil *Po* à propos des poils impairs.

Dans sa région latéro-postérieure, l'aspidosoma acquiert un poil à la deutonymphe *Pp NII* qui est constant dès cette stase et se situe en avant de *Pp*. À la tritonymphe, une troisième paire apparaît, *Pp NIII*. Elle se place en avant des deux autres, mais elle est soumise à de nombreux écarts à sa stase d'apparition (40 %) puis ceux-ci sont sensiblement moins fréquents chez l'adulte (70 %). La figure 53 en offre un exemple. Chez certains spécimens adultes (13 %), on note la présence d'une quatrième paire aléatoire. Ces poils s'alignent le long du bord antiaxial du sclérite de l'aspidosoma en partant « à la conquête » de ces régions latéro-antérieures.

• *L'opisthosoma.* — Les nouveaux poils qui apparaissent complètent dans un premier temps les alignements longitudinaux antiaxiaux 2 et les plus tardifs dans l'ontogenèse se disposent de manière à constituer avec les précédents des ensembles transverses qui semblent révéler la segmentation primitive.

À la deutonymphe, les poils *c2 NII* et *e2 NII* qui apparaissent dans la région latéro-postérieure sont constants dès leur stase d'apparition.

Le poil *es NII* impair, en position sagittale postérieure est soumis à quelques écarts. Les poils *e'1 NII* et *d'1 NII* qui occupent une position paraxiale par rapport à l'alignement 1 sont soumis à d'assez nombreux écarts (40 %). Au niveau de l'alignement transversal *c* apparaît un poil impair *cs NII* qui est également sujet à des écarts. On constate d'ailleurs son absence sur le spécimen que nous avons pris comme exemple. L'interprétation de l'origine de ces poils sagittaux impairs et la nature de la notation qui doit leur être attribuée pose des problèmes fort délicats sur lesquels nous reviendrons ultérieurement.

Le passage à la tritonymphe montre d'ailleurs que la nature de ce poil n'est pas toujours impaire. À cette stase, le poil *es NII* semble constant. On voit apparaître dans la région latéro-postérieure,

Source : MNHN, Paris

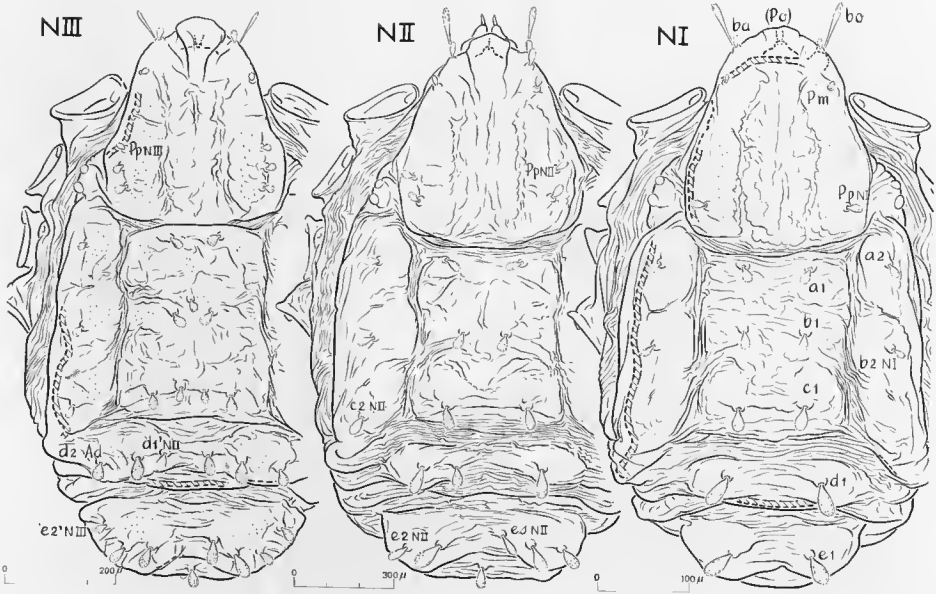


FIG. 52. — *Caeculus echinipes* Dufour 1832. Vue dorsale des trois stases nymphales : N I, protonymphe, N II, deutonymphe, N III, tritonymphe.

Source : MNHN, Paris

e2' NHI, qui était présent chez toutes les tritonymphes que nous avons observées ; *e2 NH* est toujours sujet à des écarts.

En progressant vers l'avant, nous passons à l'alignement transverse *d* chez lequel on note très souvent la présence de *d2*, mais ce poil étant absent dans plus de la moitié des cas, nous devons fixer sa date ontogénétique d'apparition à la stase adulte. *d'1 NH* est toujours sujet à des écarts, mais ils sont moins nombreux qu'à la stase précédente.

Au niveau de *l'aligement transverse c*, le poil *cs* manifeste une certaine constance et lorsqu'il est absent, ce qui est peu fréquent, il se trouve remplacé, comme le montre la figure 53, par une paire notée *c1'*.

L'aligement transverse b présente assez souvent un poil sagittal impair encore aléatoire *bs* dont nous fixons la date d'apparition à l'adulte ; le poil *b2' NHI* apparaît latéralement en avant de *b2* entre ce dernier et la lyrifissure *ia* (fig. 53). Il est nettement plus petit que *b2* et son emplacement n'est pas rigoureusement identique chez tous les spécimens. Il est sujet à de nombreux écarts (45 %) et n'existe pas précisément sur notre spécimen de référence (fig. 52 NIII).

L'alignement transversal antérieur a présente chez de rares spécimens un poil sagittal *as*. Latéralement, il acquiert un poil antérieur *a'2* comparable quant à sa situation et à sa taille à *b2' NHI*. D'après les spécimens que nous avons observés, ce poil n'est toutefois pas aussi fréquent que *b2' NHI* et son apparition doit être rapportée à la stase adulte.

Chez l'adulte (fig. 53), on retrouve une chétotaxie tritonymphale plus stabilisée à laquelle s'ajoutent de nouveaux poils. L'alignement transverse *e* en compte un nouveau latéralement, *e2'' Ad* qui se montre très inconstant.

Au niveau des poils *d*, le poil latéral *d2 Ad* qui était apparu à la tritonymphe, existe chez l'adulte avec une plus grande constance, mais il est encore sujet à de nombreux écarts. L'exemplaire femelle figuré ne le possédait pas. Dans la région paraxiale, *d2' NH* est généralement présent et l'on note parfois l'existence d'un poil sagittal impair *ds Ad*.

Le poil impair *cs NH* est toujours soumis à des écarts, et se trouve assez souvent flanqué d'une paire *c1' Ad* qui se manifestait déjà à la tritonymphe.

Au niveau de l'alignement transverse *b*, et dans la région sagittale, le poil *bs Ad*, impair, est plus fréquent qu'à la tritonymphe. Lorsqu'il est absent, on note parfois la présence d'une paire de poils *b1' Ad* qu'on remarquait également chez certaines tritonymphes.

Latéralement, *b2' NHI* existe avec une fréquence accrue et un poil supplémentaire *b2'' Ad* se manifeste parfois.

L'alignement transverse antérieur peut présenter un poil impair *as Ad*. Latéralement, le poil *a2' Ad* est constant, et on note parfois la présence de *a2'' Ad* aléatoire.

Les figures 52 et 53 sur lesquelles sont présentés des spécimens de chacune des stases sont destinées à donner une idée des réalités en *faisant apparaître le fond stable de la chétotaxie et les particularités individuelles qui se manifestent au niveau des poils les plus récents.*

Nous avons voulu donner par ailleurs *sur la figure 54 une vision de la chétotaxie à la fois plus globale et plus dynamique* en schématisant pour chacune des stases considérées, le *pourcentage d'existence de chacun des poils*. Le nombre des spécimens de chaque stase que nous avons pu utiliser pour nos observations ne satisferait probablement pas les statisticiens. Il oscillait pour les stases âgées, entre 25 et 40, et était un peu plus faible pour les jeunes immatures. Il est à noter que le nombre des observations est en fait égal au double, car *les poils d'une même paire doivent être considérés séparément.* Au fur et à mesure que notre échantillon s'étoffait, la fourchette ainsi précisée englobait les variations d'une manière de plus en plus satisfaisante. Les observations que nous avons faites par la suite se sont parfaitement intégrées au spectre ainsi défini. Il serait évidemment plus satisfaisant d'envisager une étude en se pliant rigoureusement aux exigences des statistiques. Ce serait un travail fastidieux qui exigerait un abondant matériel et qui ferait peut-être apparaître d'intéressants phénomènes. Cependant, nous ne pensons pas qu'il soit indispensable pour les faits que nous nous proposons de mettre en valeur.

Source : MNHN, Paris

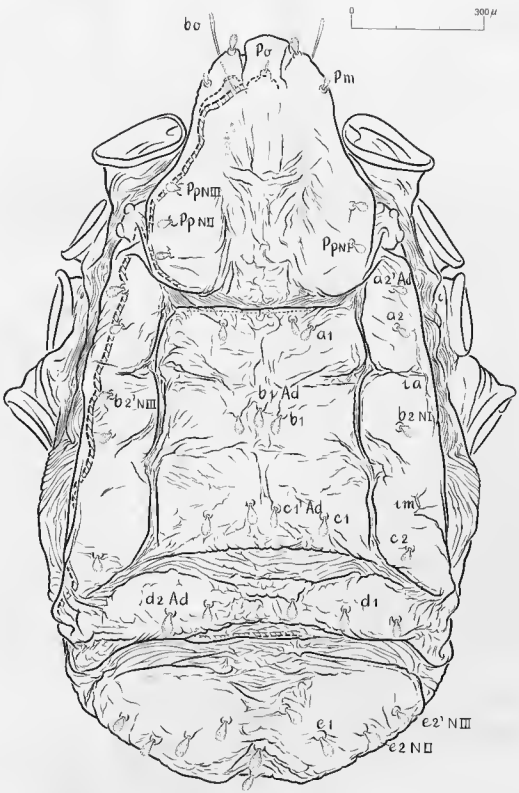


FIG. 53. — *Caeculus echinipes* Dufour 1832. Femelle, vue dorsale du corps sur laquelle on a porté des notations ontogénétiques concernant la chétotaxie.

Source : MNHN, Paris

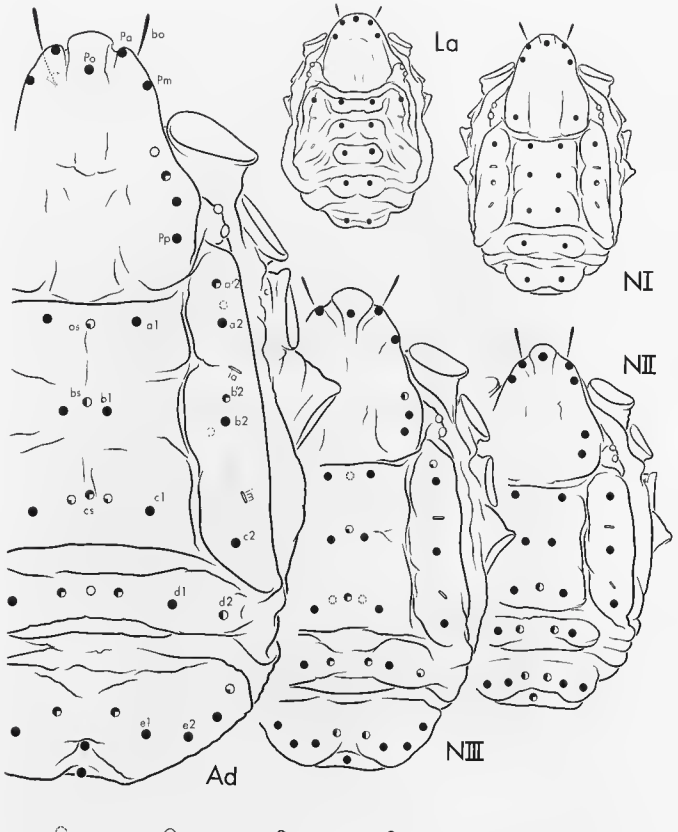


FIG. 34. — *Carculus echinipes* Dufour 1832. Spectre ontogénétique de la chétotaxie rendant sommairement compte de la fréquence des poils selon le code indiqué au bas de la figure ; plus la présence d'un poil est aléatoire, plus il est clair ; un cercle noir correspond à un poil constamment présent à la stase considérée.

Source : MNHN, Paris

b) ***Chétotaxie ventrale*** (fig. 55)

Quatre régions sont à distinguer :

— l'*infracapitulum* ;

— *Les épimères du podosoma* ;

— *la région génitale* avec les volets génitaux et la peau plissée qui l'entoure que l'on qualifie d'*aggénitale* ;

— enfin la *région anale* et l'*extrémité postérieure et ventrale* de *l'opisthosoma*.

Nous commencerons par cette dernière qui est en fait originellement dorsale.

α) ***Région anale et postéro-ventrale de l'opisthosoma***

Nous aurions pu la traiter en même temps que la face dorsale de l'opisthosoma dont elle est la suite logique. Mais la face dorsale constitue une entité dont les figures sont aisément comparables. Il apparaît d'autre part que la morphologie des poils est particulièrement affectée par leur situation. À la face ventrale, ils sont moins épais et souvent beaucoup plus courts que ceux de la face dorsale. Cette remarque peut s'étendre comme nous le verrons à ceux des appendices. *La face ventrale postérieure de l'opisthosoma correspond donc à une entité de nature secondaire.*

— Rappelons tout d'abord que *chez la larve*, le ***segment paraproctal*** est le ***pseudanal***. Il montre trois paires de poils vestigiaux. Le segment *H* qui le précède porte une paire de poils.

• *À la protonymphe, ces deux derniers segments larvaires se trouvent repoussés vers l'avant par le segment adanal qui apparaît en bordure de l'anus* et devient paraproctal. Il porte également des poils vestigiaux, mais seulement deux paires situées dans la moitié antérieure des volets anaux. Latéralement, les trois paires de poils du segment pseudanal offrent un développement normal. Bien qu'ils soient rangés longitudinalement de chaque côté du plan de symétrie, ils n'en constituent pas moins un alignement transverse et chacun d'eux est à rapporter à un alignement longitudinal. Il faut donc les numéroter à partir des plans de symétrie que leur segment coupe à l'arrière du corps. Les poils seront donc d'arrière en avant *Ps 1*, *Ps 2*, *Ps 3*, ce qui ne signifie pas pour autant que nous les attribuons respectivement aux alignements dorsaux 1 et 2. Sur les paraproctes nous désignons les poils vestigiaux de la même manière, et nous montrerons par la suite que nous avons de bonnes raisons de penser qu'il s'agit là des poils *Ad2* et *Ad3*. Le segment *H* acquiert un poil sagittal *hs* et conserve son poil *h*.

• *Chez la deutonymphe, il n'y a pas de segment nouveau et* le seul changement notable porte sur les poils *Ad2* et *Ad3* qui offrent un développement normal. Cette situation se maintient jusqu'à l'*adulte*. On remarquera que les poils *Ps* présentent un gradient de taille qui se manifeste dès la protonymphe. *Ps 1* est généralement relativement épais, en massue muriquée, *Ps 3* offre une taille plus modeste, il est presque lisse, *Ps 2* ayant un développement intermédiaire.

β) ***Développement de la région génitale***

Avant d'aborder la chétotaxie, il convient de préciser que *la cavité progénitale acquiert une paire de papilles génitales à chaque nymphe* :

N I	une paire	de papilles
N II	deux »	»
N III	trois »	»
Ad	» »	»

Les ***volets progénitaux*** qui se referment au-dessus de la chambre progénitale présentent le développement chétotaxique suivant :

N I une paire de poils ;
N II une paire (2 paires étant une vertition peu commune) ;
N III trois paires (4 paires étant une vertition peu commune) ;
Ad sept paires (quelquefois 6 ou 8, la vertition étant indépendante du sexe).

Source : MNHN, Paris

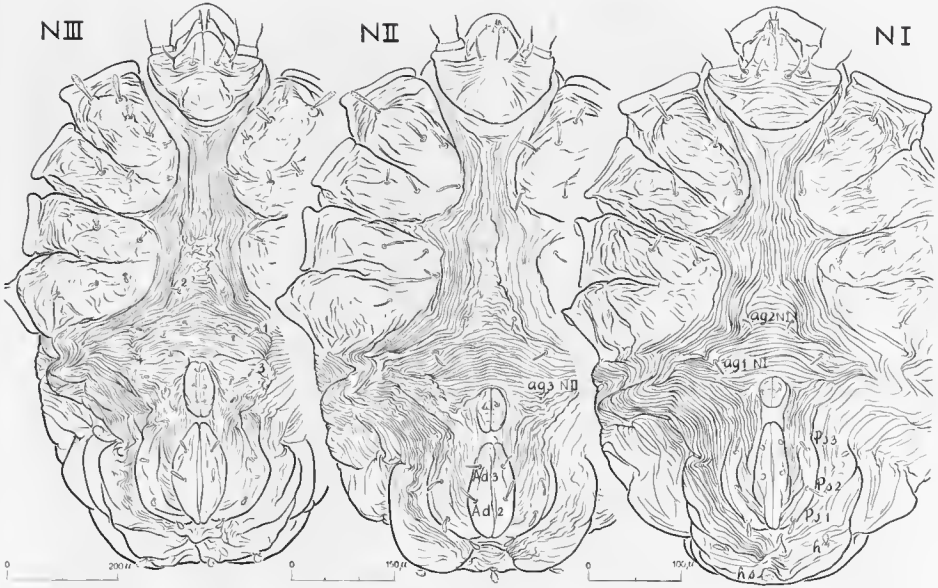


FIG. 55. — *Caeculus echinipes* Dufour 1832. Vue ventrale des trois stases nymphales : NI, protonymphe ; NII, deutonymphe ; NIII, tritonymphe.

Source : MNHN, Paris

La taille des volets s'accroît régulièrement d'une stase à l'autre. Ils sont surtout remarquables chez l'adulte où ils sont plus longs que les volets anaux. Ce caractère pratique permet de distinguer facilement, au premier coup d'œil, les petits adultes des grosses tritonymphes.

La *peau plissée de la région aggénitale acquiert des poils dont le nombre s'accroît surtout à partir de la tritonymphe.*

• La *protonymphe* présente deux paires de poils *ag1 NI* et *ag2 NI*. Ce dernier, le plus antérieur, est parfois absent et la vertition ne semble pas exceptionnelle.

• À la *deutonymphe*, un troisième poil apparaît, *ag3 NII* qui se place à la hauteur des volets progénitaux.

• La *tritonymphe* s'enrichit brutalement de 4 paires de poils et cet apport s'accompagne de nombreuses vertitions. Les trois paires deutonymphales occupent une position périphérique et offrent une taille qui les rend reconnaissables. Ils sont généralement un peu plus longs, plus forts et nettement muriqués. Ils étaient d'autre part présents chez tous les spécimens examinés, les vertitions concernant les nouveaux poils. Le nombre varie entre 5 et 7 paires.

• *Chez l'adulte, le phénomène s'accentue* puisque le nombre de poils aggénitaux oscille entre 9 et 13 paires. Les plus riches sont des femelles, mais les variations touchent également les deux sexes. On reconnaît les poils *ag1 NI* et les deux paires que nous désignons par *ag NIII*, *ag5 NIII* sont vraisemblablement les poils tritonymphaux. Il serait téméraire d'aller plus avant dans ces homologies.

La formule numérique de la région aggénitale est donc, de la protonymphe à l'adulte :

2 (1) — 3 — 6 (6 — 7) — 10 (9 — 13)

Les nombres entre parenthèses indiquent la fourchette des variations.

γ) ***Développement de la chétotaxie de la région épimérique***

Les poils sont *surtout développés et nombreux aux épimères I* où ils constituent un alignement transverse près du bord antérieur. Le tableau ci-dessous donne les formules numériques de la région épimérique.

	I	II	III	IV
La	2	0	1	/
NI	3	1	2	0
NII	5 (4)	2	2	2 (1)
NIII	6 (5)	2 (3)	3 (2)	4
Ad	6 (5-7)	2 (1)	3	4 (3)

δ) ***Chétotaxie du gnathosoma***

Chez la larve, on note la présence de deux paires de poils infracapitulaires et d'une paire de poils adoraux *or1*. La protonymphe acquiert une paire de poils adoraux antiaxiaux *or2 NI*. La chétotaxie est alors définitive jusqu'à l'adulte.

2) DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE DE LA CHÉTOTAXIE CHEZ UNE ESPÈCE VOISINE, *CAECULUS KRANTZI* N. SP.

Le précieux matériel de l'Institut of Acarology de WOOSTER (Ohio, U.S.A.) qui nous fut communiqué par le docteur Donald JOHNSTON contenait la série complète des immatures d'une espèce de *Caeculus*, très proche de *Caeculus echinipes*, mais dont les caractères originaux justifient la création d'une nouvelle espèce que nous nommons *Caeculus krantzi* n. sp.[1]. Les données concernant cette récolte

1. Nous [illegible] cette espèce au Docteur G. W. KRANTZ, Professeur d'Acarologie à l'Oregon State University CORVALLIS, OREGON, U.S.A. qui avait eu l'amabilité de nous confier quelques spécimens de cette espèce.

Source : MNHN, Paris

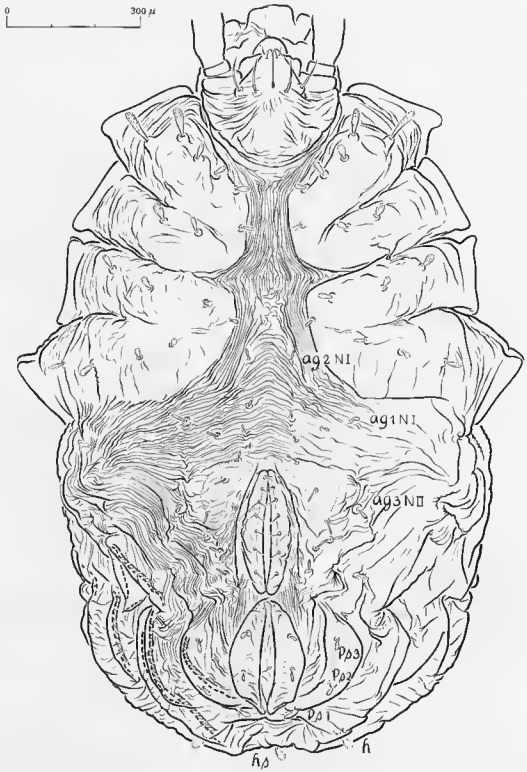


FIG. 56. — *Caeculus echinipes* Dufour 1832. — Femelle, vue ventrale du corps sur laquelle on a porté des notations ontogénétiques concernant la chétotaxie.

Source : MNHN, Paris

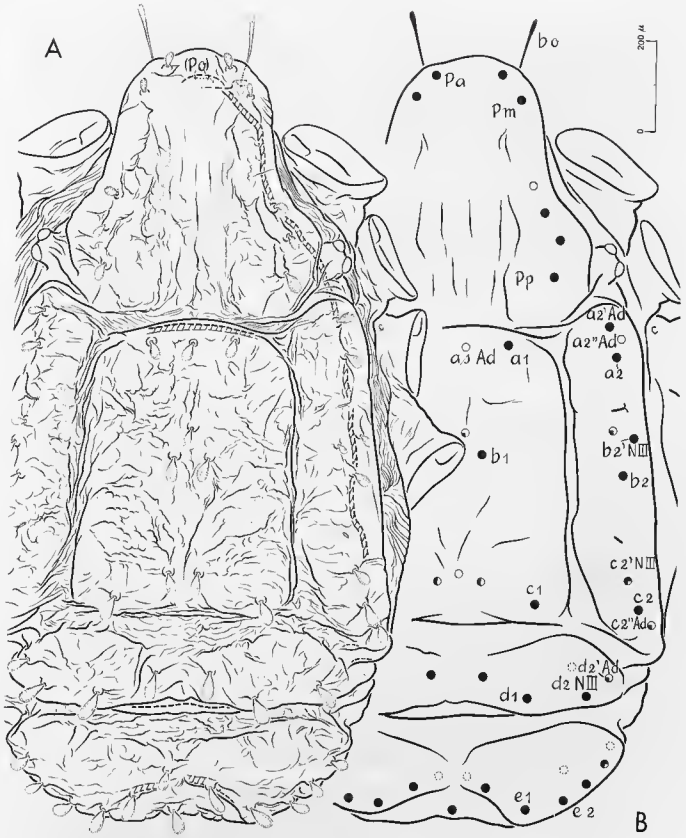


FIG. 57. — *Caeculus krantzi* n. sp. Femelle, vue dorsale du corps. A : Aspect de l'animal; B : Spectre de la chétotaxie avec notation ontogénétique. Une comparaison avec les figures 53 et 54 montre que la néotrichie est à la fois plus avancée et plus précoce que chez *Caeculus echinipes*.

Source : MNHN, Paris

sont les suivantes Extr : Manz. una Litter 3 800' 32 mi. E. *of* SWEET HOME, OREGON Col. J. O. LATTIN I. A. 107.

Une étude du développement de sa chétotaxie a pu être effectuée parallèlement à celle de *C. echinipes*. La *comparaison* s'impose. Le nombre relativement faible de spécimens dans chaque stase immature ne nous autorise pas à définir la fréquence des poils aux différents âges et à établir le spectre ontogénique de la chétotaxie de cette espèce. Les observations donnent néanmoins de bonnes indications et le nombre d'adultes examinés est suffisant pour établir un diagramme de fréquence. Ce genre d'indication devrait d'ailleurs accompagner les descriptions des Acariens dont la chétotaxie manifeste de telles fluctuations.

Caeculus krantzi n. sp. présente une *chétotaxie plus fournie que celle de C. echinipes. Beaucoup de poils aléatoires chez l'adulte de cette dernière espèce offrent par contre une certaine constance chez l'espèce américaine.* Il s'agit de poils additionnels, tardifs, quant à leur apparition au cours de l'ontogenèse, et qui sont soumis à de nombreux écarts par défaut chez *C. echinipes*. C'est le cas de *b2' NIII. Certains d'entre eux sont acquis plus précocement au cours du développement :* la fréquence observée pour *d2* permet de fixer son apparition à la tritonymphe. Ce poil est par ailleurs constant chez l'adulte de *Caeculus krantzi* n. sp., alors qu'il est soumis à de nombreux écarts par défaut chez celui de *C. echinipes*.

On note en outre la présence de poils supplémentaires que nous n'avons pas remarqués dans le lot d'adultes, des deux sexes, de *Caeculus echinipes*. On peut citer à ce propos *c'2 NIII*, *c2'' Ad*, *d2 NIII*, *d2' Ad*, *e2''' Ad*.

Face ventrale. À la face ventrale, cette espèce ne montre pas de différences notables avec *C. echinipes*.

Le gnathosoma nous offre les mêmes poils avec le même développement, et il en est de même dans la région postérieure de l'opisthosoma. Les formules numériques de la région épimérique et de la région aggénitale nous montrent une assez grande similitude. Les faibles différences que l'on peut noter ne sauraient être significatives en raison de l'indigence des échantillons de l'espèce américaine.

Formules numériques de la région épimérique.

	I	II	III	IV
La	2	0	1	/
NI	3	1	2	0
NII	5	2	2	1 – 2
NIII	5 – 6	2	2 – 3	3 – 4
Ad	6 (5-7)	2 (3)	2 (3)	4 (5-3)

3) DÉVELOPPEMENT POSTLARVAIRE DE LA CHÉTOTAXIE CHEZ LES *CAECULIDAE*

Introduction

La comparaison sommaire du développement de la chétotaxie au cours de l'ontogenèse de ces deux espèces de *Caeculus* a fait apparaître des différences de degrés tout en soulignant la similitude fondamentale du protocole de ce développement. *L'ordre d'apparition des poils est le même, mais la chétotaxie de Caeculus krantzi* n. sp. *s'étoffe plus rapidement que celle de C. echinipes*, et l'adulte est *finalement plus riche* en poils.

Nous nous proposons dans un second temps d'*élargir ce type de comparaison* à des espèces appartenant à d'autres groupes. *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952, *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967, d'une part, et *Allocaeculus catalanus* Franz 1954, d'autre part, constituent des exemples de natures très différentes, à travers lesquels nous allons tenter de dégager quelques traits fondamentaux communs aux représentants de cette famille. Ces espèces ont fait l'objet d'études détaillées dans des publications précédentes (COINEAU, 1963, 1966, 1967). Il s'agira donc d'un bref rappel.

Source : MNHN, Paris

a) ***Ontogenèse de la chétotaxie dorsale du corps de* Microcaeculus hispanicus *Franz 1952,*** fig. 58

Toutes les larves de *Caeculidae* connues possèdent la même chétotaxie. Le départ du développement s'effectuera donc sur les mêmes bases.

α) *La protonymphe*

À cette stase, l'aspidosoma voit apparaître le poil *Pp NI*. Il est de petite taille et baculiforme. Il ne reste aucune trace du poil vestigial impair *Po*. On ne le retrouvera plus au cours de l'ontogenèse. Nous reviendrons par la suite sur ce type d'évolution. L'opisthosoma n'acquiert pas de nouveau poil ; on assiste seulement à un accroissement de *a1* et *b1*, qui prennent l'aspect claviforme et muriqué des autres, en restant toutefois plus petits ; *a2* s'épaissit à peine.

β) *Les autres stases*

Le prodorsum n'acquiert pas de nouveaux poils. *Pa*, *Pm*, *Pp NI* s'étoffent au cours des stases suivantes pour prendre l'aspect de massues muriquées moins développées toutefois que celles de l'arrière du corps. Les principales modifications chétotaxiques affectent l'opisthosoma. Le sclérite centro-dorsal *D* conserve la même chétotaxie. De nouveaux poils apparaissent dans l'alignement longitudinal antiaxial *2* :

– *À la deutonymphe*, ce sont les poils *c2 NII*, *d2 NII*, *e2 NII*. On remarquera dès maintenant (fig. 58) que ces trois nouvelles paires correspondent chez la deutonymphe à des poils moins développés que ceux de l'alignement paraxial 1. Il en est de même pour les poils impairs *ds NI* et *es NI*.

– *Chez la tritonymphe*, les poils qui ont apparu à la stase précédente se sont accrus et l'on note la présence d'une nouvelle paire *b2 NIII*. Ces deux nouveaux poils claviformes offrent également une taille plus modeste que ceux qui les ont précédés.

Cette chétotaxie se maintient *chez l'adulte* (fig. 59) dont la région dorsale diffère de celle de la tritonymphe par une scléritisation et une taille accrues.

REMARQUES

– *Microcaeculus hispanicus* Franz nous offre une *chétotaxie* beaucoup *plus sobre que celle de Caeculus echinipes*. Dans cet ensemble, *l'homologie des différents poils peut être établie sans ambiguité*. On peut les nommer, ils sont *idionymiques*, et leur idionymie se reconnaît grâce à la constance des emplacements. On dit qu'il y a *idiotaxie* (CHANDJEAN 1965). Ces organes se placent aux nœuds d'un réseau quadrillant toute la face dorsale de l'opisthosoma.

– L'examen du spectre des fréquences au cours de l'ontogenèse nous montre que *les écarts à la chétotaxie portent à chaque stase sur les poils les plus récents*. Ceux-ci se situent dans l'alignement longitudinal antiaxial *2* : *e2 NII*, *d2 NII*, *b2 NIII* et dans le plan sagittal : *es NII* et *ds NII*.

– Il convient aussi de faire remarquer que *ces poils sont plus petits que les autres* et que le plus tardif d'entre eux *b2 NII* est, sur l'opisthosoma, le plus petit de tous.

– On constatera enfin que l'importance des écarts par excès ou par défaut est considérablement plus faible que ce que l'on observe chez *Caeculus* à partir de la tritonymphe.

– Il faut souligner dès maintenant la *différence* qui existe *entre Microcaeculus hispanicus* et les deux espèces de *Caeculus dans l'ordre d'apparition des poils postlarvaires* qu'ils ont en commun : *b2* est le premier à apparaître dès la protonymphe chez *Caeculus echinipes*, et *Caeculus krantzi* n. sp. alors qu'il est la dernière acquisition de *Microcaeculus hispanicus* à la tritonymphe.

b) ***Ontogenèse de la chétotaxie dorsale du corps de* Neocaeculus luxtoni *Coineau 1967***

Neocaeculus est un genre de la région australienne qui offre régulièrement chez les espèces que nous avons étudiées une *chétotaxie très sobre du type de celle de Microcaeculus hispanicus*. Les seules différences consistent, chez certains, en l'absence de *es* et *ds*.

Neocaeculus luxtoni Coineau 1967 est une espèce néo-zélandaise chez laquelle l'abondant matériel, que nous devons à l'amabilité du Docteur Malcolm LUXTON, nous a permis d'étudier le développement et d'apprécier la valeur des écarts à la chétotaxie.

Source : MNHN, Paris

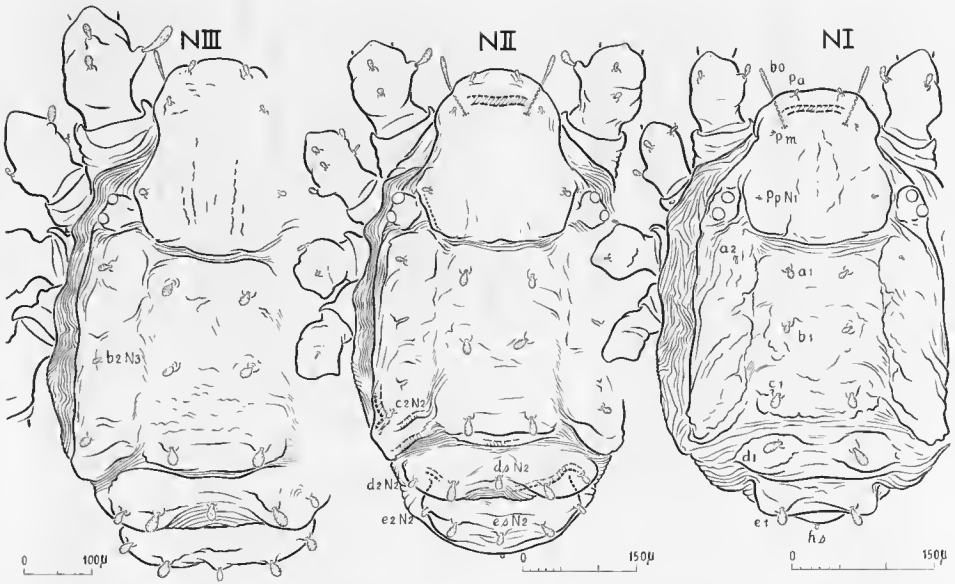


FIG. 58. — *Microcaecilus hispanicus* Franz 1952. Vue dorsale du corps des trois nymphes avec notation ontogénétique pour la chétotaxie : N I, protonymphe ; N II, deutonymphe ; N III, tritonymphe. On notera le nanisme des poils faibles de l'alignement antiaxial de l'opisthosoma (d'après CONEAT, 1966, fig. 2).

Source : MNHN, Paris

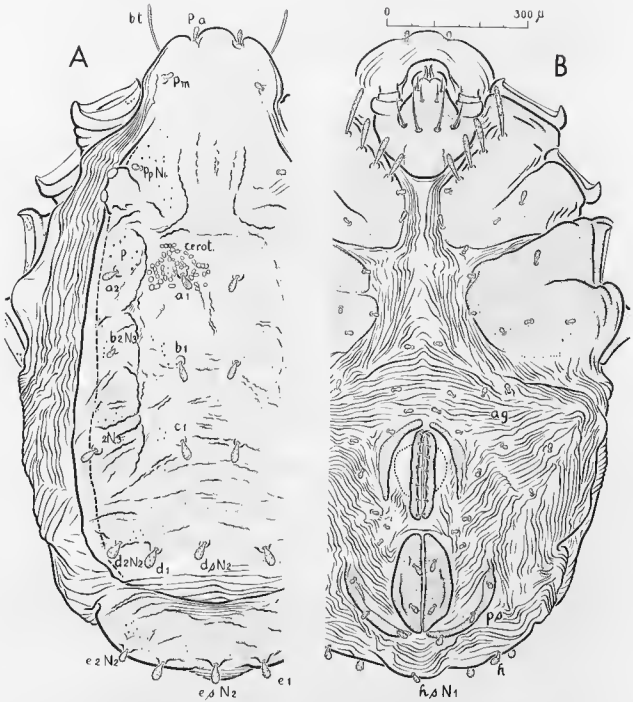


FIG. 59. — *Microcaeculus hispanicus* Franz 1932. Femelle. A : Vue dorsale du corps; B : Vue ventrale du corps. Le cérotégument a été figuré sur une petite surface, *cérot.*, et les régions mélanisées et sclérotisées ont été couvertes de pointillés; cette espèce montre une tendance à la constitution d'un vaste bouclier dorsal (d'après CORNEAU, 1966, fig. 4).

Source : MNHN, Paris

α) *À la protonymphe*, on note comme chez les espèces étudiées précédemment, l'apparition du poil *Pp NI* de l'aspidosoma ; sur l'opisthosoma, c'est *b2 NI* qui se présente le premier.

β) *Les autres stases*

La chétotaxie de l'aspidosoma est définitive dès la protonymphe. *Po* garde son aspect d'épine minuscule jusqu'à l'adulte. La région dorsale de l'opisthosoma acquiert sa chétotaxie définitive dès la deutonymphe.

– L'alignement longitudinal *2* se complète avec *e2*, *e2*, *d2*.

– Les poils sagittaux *cs NII* et *ds NII* font leur apparition.

REMARQUES

Bien que la chétotaxie soit semblable, l'ordre d'apparition des poils n'est pas le même que chez Microcaeculus hispanicus. Il se rapproche de ce que l'on observe chez *Caeculus echinipes* : *b2* est le plus précoce des poils post-larvaires de l'alignement longitudinal antiaxial.

Il faut toutefois souligner que l'apparition de *d2* est considérablement retardée chez *Caeculus echinipes*, chez l'adulte duquel il est encore sujet à de nombreux écarts par défaut.

– L'étude sommaire du développement de la chétotaxie chez *Neocaeculus knoepffleri* (COINEAU et ENNS, 1969, p. 286-290) a montré, chez une *espèce d'aspect très différent, le même type de développement*. Chez *N. luxtoni*, nous avons noté des écarts par défaut :

= *b2 NI* absent d'un seul côté chez deux spécimens ;

= *ds NII* manquait chez une tritonymphe.

Ces poils sont donc sujets à des écarts par défaut aux stases qui correspondent à leur date ontogénétique d'apparition la plus probable.

L'instabilité de ces poils n'est pas propre à *N. luxtoni*, et *les fluctuations ne sont pas le fait du hasard*. Le poil *ds* n'existe pas chez *N. knoepffleri* et chez la seule protonymphe de cette espèce que nous avons pu observer, *b2* était absent des deux côtés.

c) *Ontogenèse de la chétotaxie dorsale du corps de* Allocaeculus catalanus *Franz 1952*

Le genre *Allocaeculus* est remarquable par l'abondance de sa chétotaxie. *A. catalanus* Franz 1952 a fait l'objet d'une étude détaillée (COINEAU, 1963). Nous rappellerons brièvement ce qui concerne la face dorsale du corps.

α) *La protonymphe*

Sur l'aspidosoma, on assiste tout d'abord à une *transformation de la paire Pa*. Ces poils qui offrent chez la larve, l'aspect d'un minuscule bâtonnet lisse prennent dès la protonymphe, la forme d'une longue massue muriquée. Le poil *Po* est toujours baculiforme. Dans la région latéropostérieure, de l'aspidosoma, on note l'apparition de deux paires de poils bien développés *Pp' NI* et *Pp'' NII*.

La face dorsale de l'opisthosoma se garnit à tous ses niveaux. L'alignement antiaxial *2* est complet et le poil *a2* est comme dédoublé.

β) *Les autres stases*

• *Aspidosoma. – À la deutonymphe*, le poil *Po* prend à son tour l'aspect d'une courte massue muriquée qu'il conserve jusqu'à l'adulte.

– En position paraxiale par rapport à *Pm*, la deutonymphe montre une paire de poils *Pm'* qui sera à l'origine de la constitution d'une crinière sagittale de poils d'implantation désordonnée.

Entre *Pm* et *Pp' NI*, il apparaît un nouveau poil qu'il est préférable de noter maintenant *Pp' NI* pour souligner une filiation que nous pensons avoir reconnue. Un chapitre sera consacré ultérieurement à ce problème.

Source : MNHN, Paris

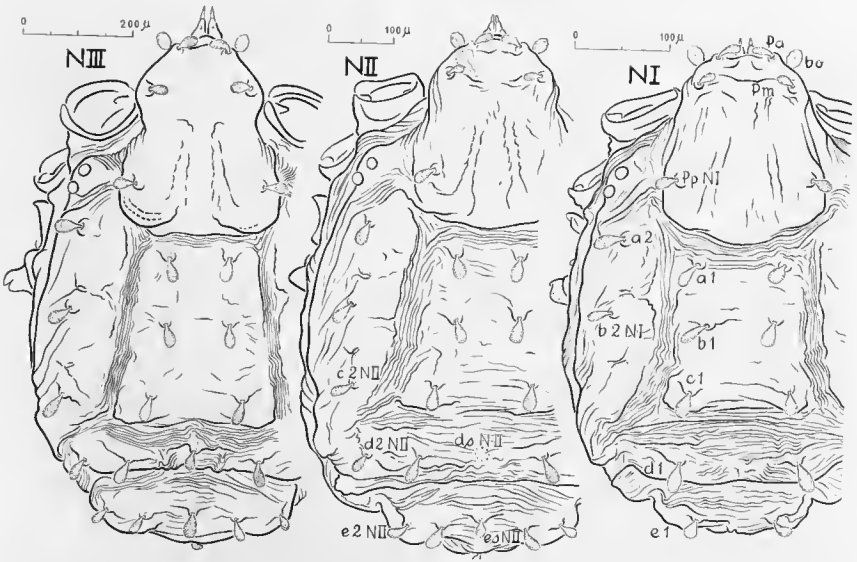


FIG. 60. — *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967. Vue dorsale du corps des trois nymphes avec notation ontogénétique concernant la chétotaxie : N I, protonymphe ; N II, deutonymphe ; N III, tritonymphe (d'après COINEAU, 1967).

Source : MNHN, Paris

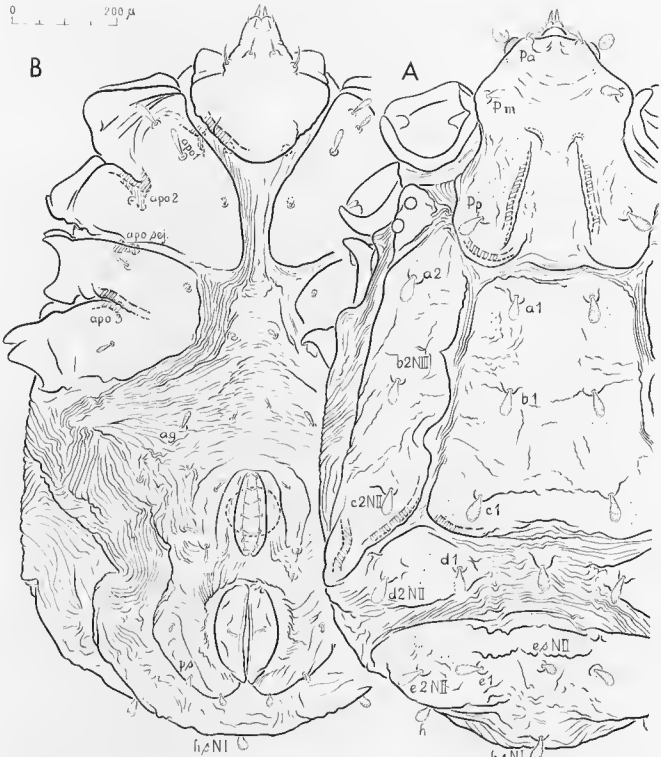


FIG. 61. — *Neoraculus luctuni* Coineau 1967. Femelle. A : Corps en vue dorsale ; B : Corps en vue ventrale (d'après COINEAU, 1967, fig. 5).

Source : MNHN, Paris

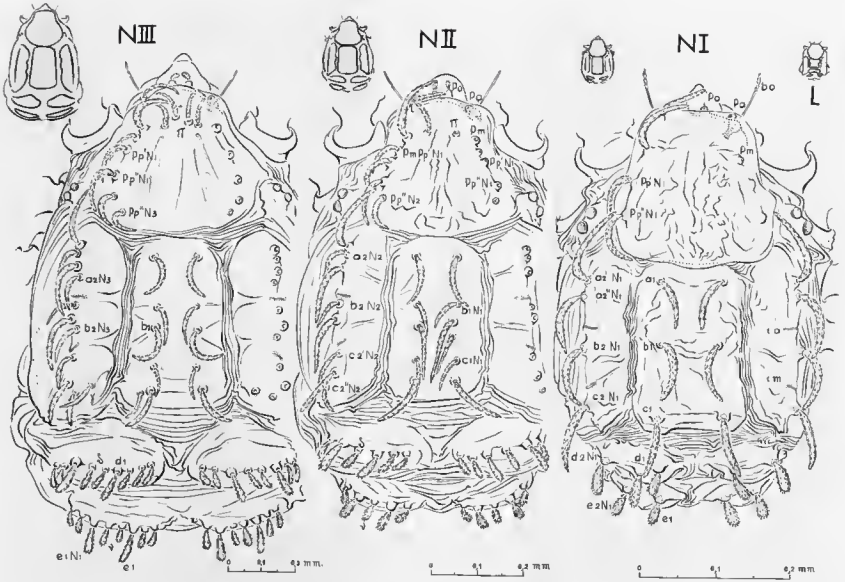


FIG. 62. — *Allocarculus catalanus* Franz 1954. Vue dorsale du corps des trois nymphes avec notation ontogénétique concernant la chétotaxie. N I, protonymphe ; N II, deutonymphe ; N III, tritonymphe (d'après COINEAU, 1963, fig. 3).

Source : MNHN, Paris

L'alignement marginal du bouclier prodorsal se complète vers l'arrière par l'*adjonction de poils supplémentaires* muriqués, en faucille, dont l'ensemble constitue une sorte de couronne.

Le poil protonymphal postérieur *Pp'' NI* est toujours reconnaissable grâce à sa forte taille et aux dimensions relativement importantes de la verrue sur laquelle il est implanté. Derrière lui apparaît à chaque stase, un nouveau poil plus petit *Pp'' 1 NII*, *Pp'' 2 NIII*, *Pp'' 3 AD*.

Les autres stases s'enrichissent d'un grand nombre de poils qui apparaissent au voisinage et dans l'intervalle des poils protonymphaux. Ces derniers se reconnaissent car ils conservent au cours de l'ontogenèse une taille plus forte que celle des nouveaux poils qui s'implantent dans leur voisinage. L'énumération des poils dans leur ordre d'apparition serait fastidieuse et peu suggestive. Nous invitons le lecteur à se reporter aux figures. Cette complication progressive de la chétotaxie n'est pas sans rappeler un peu ce que nous avons remarqué chez *Caeculus echinipes* et *Caeculus krantzi* n. sp. Cependant, chez ces dernières espèces, elle ne se poursuit pas aussi loin et l'on ne note pas la présence de poils impairs.

Cette augmentation du nombre de poils a pour corollaire l'accroissement des écarts à la chétotaxie. Ceux-ci se manifestent dès la protonymphe comme on peut le constater sur l'exemplaire figuré, qui possède un poil supplémentaire au niveau de l'alignement transversal *d*. Ces perturbations individuelles de la chétotaxie sont déjà très sensibles à la tritonymphe. Elles ne touchent pas les poils protonymphaux. Le plus souvent, les écarts à la chétotaxie correspondent à l'apparition accidentelle de poils asymétriques dont la présence est de règle des deux côtés à la stase suivante. Les spectres de la chétotaxie des adultes et de la tritonymphe (fig. 64) rendent compte de ce phénomène.

C) CONSIDÉRATIONS ONTO-PHYLOGÉNIQUES SUR LA CHÉTOTAXIE DORSALE DES *CAECULIDAE*

INTRODUCTION — DÉFINITIONS

C'est à dessein que nous nous sommes gardé de toute interprétation en présentant, au cours du chapitre précédent, les principaux types de développement que nous offrent les *Caeculidae*. Leur juxtaposition fait apparaître plusieurs phénonènes que nous nous proposons d'interpréter maintenant. Il convient à cette occasion de rappeler la *définition des termes qui permettent de rendre compte des différents états de la chétotaxie*. Le développement d'*Allocaeculus catalanus a mis en relief l'existence de deux types de poils qui s'opposent tant par leurs caractères morphologiques que par leur comportement au cours de l'ontogenèse et de la phylogenèse*. Ce sont les poils protonymphaux d'une part, et d'autre part ceux qui apparaissent ultérieurement au cours de l'ontogenèse.

Les premiers se distinguent, comme la verrue qui les porte, par une taille nettement plus forte que celle des poils qui apparaissent à leur voisinage à partir de la deutonymphe. Ils sont ***idionymiques*** et l'on peut sans hésitation, trouver pour la plupart d'entre eux, un homologue chez les autres espèces que nous venons d'étudier. On peut enfin étendre cette remarque à l'ensemble des genres connus de cette famille.

Cette affirmation appelle toutefois une remarque restrictive. Les poils *a2* et *Pp* sont, le plus souvent, représentés par une seule paire et, chez les espèces à chétotaxie pauvre, certains poils de l'alignement antiaxial *2* sont absents. Enfin, la plupart des autres genres ont en commun des poils impairs dorsaux, sur la nature desquels nous demeurons très perplexe. Ces poils qui constituent les *nœuds fondamentaux du réseau chétotaxique* devaient vraisemblablement exister chez l'Archétype des *Caeculidae*. Qualifions-les de ***primitifs***. Un animal dont la chétotaxie est essentiellement formée par *tous* les poils primitifs de cette famille est ***paléotriche***. Une espèce peut présenter cet état à une ou plusieurs de ses stases. La formule chétotaxique serait alors la suivante :

Aspidosoma : *Po, bo, Pa, Pm, Pp*.

Face dorsale de l'opisthosoma : *a1, a2, b1, b2, c1, c2, d1, d2, e1, e2*.

Source : MNHN, Paris

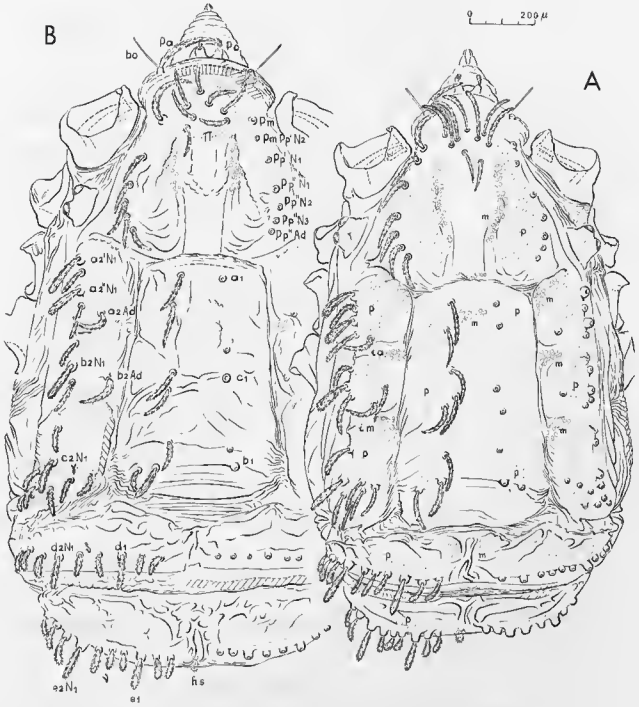


FIG. 63. — *Allocaeculus catalanus* Franz 1954. Vue dorsale du corps des adultes avec des notations ontogénétiques concernant la chétotaxie. A : Mâle ; B : Femelle. *P*, pores ; *m*, empreintes musculaires. Cette espèce offre un excellent exemple de néotrichie (d'après COINEAU, 1963, 4).

Source : MNHN, Paris

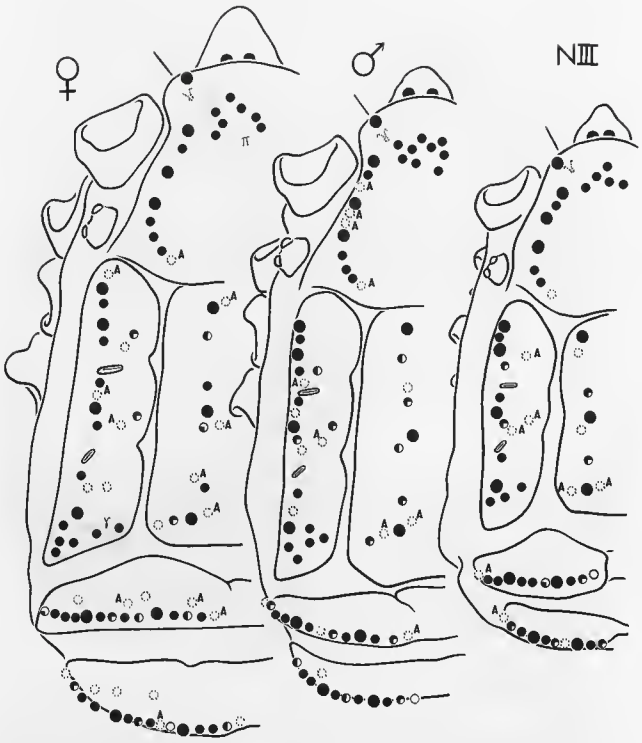


FIG. 64. — Spectre des écarts à la chétotaxie chez la femelle, le mâle et la tritonymphe d'*Alloraceulus catalanus* FE. Les conventions sont les mêmes que pour les autres diagrammes (d'après COINEAU, 1963, fig. 5).

Source : MNHN, Paris

Certains d'entre eux peuvent être absents à la suite d'une évolution régressive, la chétotaxie du territoire ou de l'animal considéré est alors qualifiée de ***prototrichie*** (*protos*, premier). (GRANDJEAN, 1965, p. 715). *Microcaeculus franzi* Coineau 1968, est à la stase adulte l'exemple le plus remarquable. Il lui manque en effet en plus du poil *Po*, presque tous ceux de l'alignement antiaxial, soit *b2*, *c2*, *d2* et *e2* (fig. 65).

La *prototrichie* s'oppose à la ***néotrichie***. Cette dernière correspond à la *formation secondaire de poils* dans une région par multiplication des poils préexistants, ceux-ci pouvant être primitifs ou déjà secondaires. On opposera donc *secondaire à primitif*, et *prototrichie* à *néotrichie*.

Allocaeculus catalauus est une espèce qui montre chez l'adulte une néotrichie très marquée. Cette dernière qui débute à la deutonymphe s'accompagne d'un accroissement concomitant du nombre des écarts à la chétotaxie. *Les poils secondaires ont donc un caractère plus instable que les poils primitifs*, et il est souvent impossible de leur reconnaître des homologues au sein de la même famille, du même genre et souvent de la même espèce. Les poils primitifs ont au contraire le plus souvent conservé des emplacements normaux bien définis voisins de leur place primitive, ils sont ***orthotriches*** (*sensu*, CRANDJEAN, 1963, p. 717). *Les poils primitifs ont conservé la disposition originelle rigoureuse, cependant, ils ne sont pas les seuls* à se disposer d'une manière bien définie qui permet de les reconnaître à la constance de leurs emplacements. Cette ***idiotaxie***, caractérise également des poils secondaires auxquels on peut donner une notation. Il y a ***idiotrichie***, *Caeculus echinipes* et *Caeculus krantzi* n. sp. constituent de bons exemples.

Cette disposition bien ordonnée des poils secondaires n'est pas en contradiction avec le fait que ces organes soient d'apparition récente. Cela tient vraisemblablement au mode de multiplication. Ce type de néotrichie est qualifié de ***cosmiotrichie*** (*kosmios :* en bon ordre). *Très souvent ces poils secondaires constituent des files* dans lesquelles on peut leur attribuer un numéro d'ordre sans que celui-ci représente pour autant une notation soulignant des homologies. Les alignements transverses *d* et *e* nous fournissent chez la plupart des espèces d'*Allocaeculus*, d'excellents exemples de ***cosmiotrichie linéaire***. L'un des cas les plus remarquables est sans conteste celui d'*Allocaeculus sclerodermatus* André 1935 (fig. 66).

Les poils secondaires des territoires néotriches ne sont *pas toujours aussi nombreux que chez* les espèces du genre *Allocaeculus*. *Caeculus echinipes* ne présente qu'un ou deux poils additionnels dans les divers territoires de la face dorsale du corps. C'est un exemple ***d'oligotrichie*** (*oligos :* en petit nombre) GRANDJEAN, 1936, p. 715.

L'introduction de ces définitions vient de mettre en relief l'intérêt tout particulier que présente la chétotaxie de la face dorsale du corps des *Caeculidae* qui couvre tout l'éventail des diverses modalités. Nous nous proposons d'étudier son évolution au cours de l'ontogenèse et de la phylogenèse.

1) LE CAS DES POILS SAGITTAUX IMPAIRS

Avant d'essayer d'analyser les caractères des poils primitifs, il semble souhaitable de traiter au préalable du problème des poils impairs. Ceux-ci correspondent d'une part aux *poils Po, et d'autre part à ceux qui s'implantent le long de la ligne dorso-sagittale* au niveau de chaque alignement transverse. Il faut enfin rattacher à ces derniers le poil *h* qui se trouve secondairement en situation ventrale dans la région postérieure de l'opisthosoma.

Les poils impairs sont *très rares chez les Acariens* et chez un animal à symétrie bilatérale, on est en droit de supposer qu'un organe primitif impair est le résultat de la fusion d'une paire d'organes dans le plan de symétrie. Pour rester dans le cadre des *Caeculidae*, nous rappellerons les différentes figures de coalescence et de fusion offertes par l'œil infère du naso. Cette hypothèse semble parfaitement convenir à *Po*, mais il n'en est pas de même pour les poils sagittaux dorsaux de l'opisthosoma. Ces poils ne sont pas représentés chez *Allocaeculus* (fig. 62, 63) et leur existence est douteuse chez *Calocaeculus laurencei* n. gen., n. sp. (fig. 78). D'autre part, ils apparaissent au cours de l'ontogenèse, en même temps que les premières manifestations de la néotrichie.

Source : MNHN, Paris

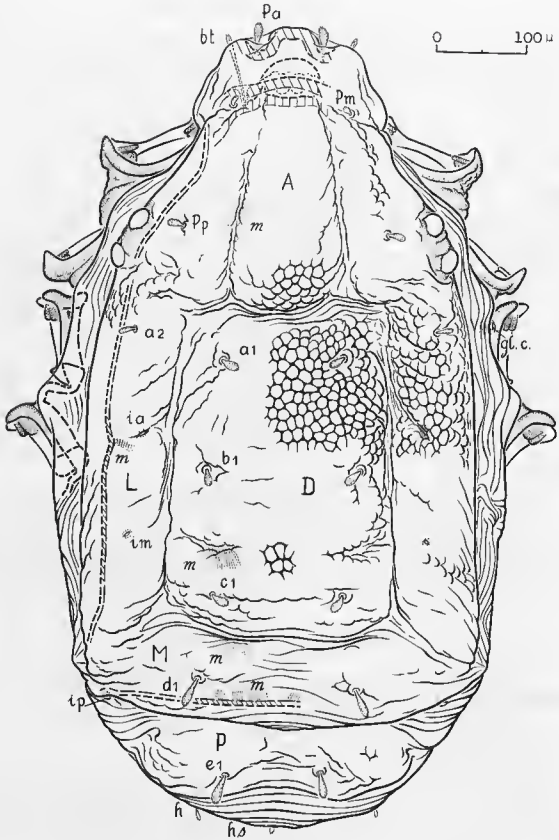


FIG. 65. — *Microcaeculus franzi* Coineau 1968. Mâle, corps en vue dorsale. *A*, *D*, *L*, *M*, *P*, sclérites de la région dorsale du corps; *ia*, *im*, *ip*, lyrifissures; *m*, attaches musculaires; l'ornementation tégumentaire a été figurée sur une petite surface à gauche; cette espèce présente la chétotaxie la plus régressive chez les *Caeculidae*.

Source : MNHN, Paris

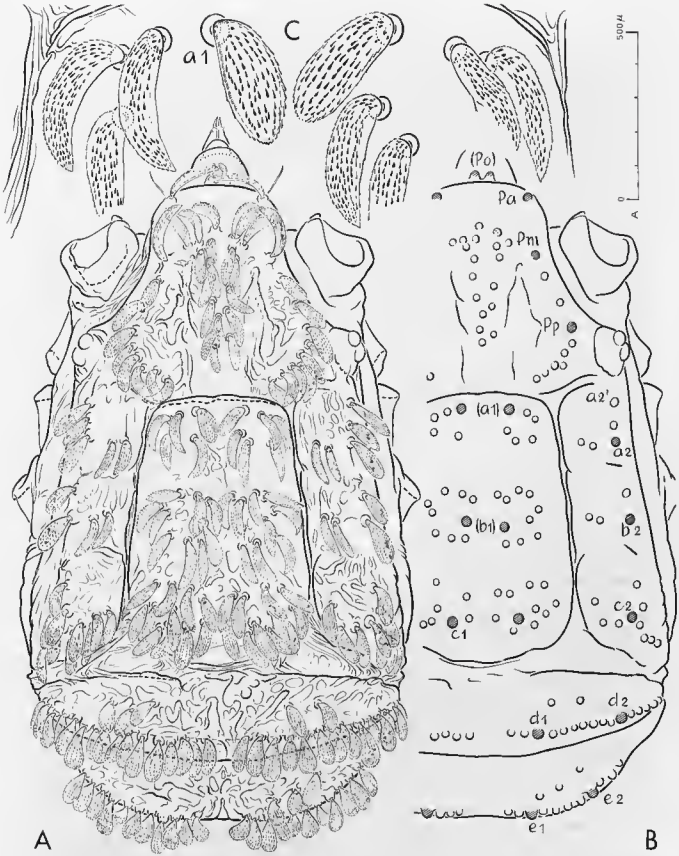


FIG. 66. — *Allocaeculus sclerodermatus* (M. André) 1936. Femelle, type. A : Aspect de la face dorsale du corps ; B : Représentation schématique de la chétotaxie dorsale du corps, montrant la *cosmiotrichie linéaire* au niveau des poils *d* et *e* et révélant l'existence de territoires particulièrement bien individualisés dans la région moyenne du corps ; C : Détail des poils de la région antérieure du sclérite centro-dorsal *D*, montrant notamment qu'il est malgré tout possible de reconnaître encore un poil primitif (*a1*) parmi les poils secondaires (taille et forme du poil, diamètre de sa verrue basale). Cette espèce montre dans sa région moyenne une nette tendance à la pléthotrichie.

Source : MNHN, Paris

a) ***Le poil Po***

La « paire » Po se manifeste tantôt sous la forme de deux poils, tantôt par un seul, et ces deux modalités peuvent présenter toutes sortes d'intermédiaires et conduire à la disparition complète.

= C'est dans le genre *Procaeculus* que cette paire de poils montre régulièrement le plus *grand développement*. Elle constitue d'ailleurs l'un des caractères les plus remarquables du genre. Sur la vue latérale de la figure 11, on pourra apprécier l'importance relative que ces organes acquièrent chez *P. willmanni*, où ils présentent l'aspect d'une forte massue muriquée.

= Dans le genre *Allocaeculus*, ils offrent une taille plus modeste mais conservent les *caractères morphologiques des poils dorsaux*. Ce sont de courtes massues renflées et muriquées (fig. 7 A et 20 B) implantées à une faible distance au-dessus et en arrière de la cornée supérieure de l'œil impair du naso.

= Chez les espèces du genre *Microcaeculus*, les poils *Po* se situent beaucoup plus en arrière sur le tégument, au-dessus de la carène antérieure de l'aspidosoma. Leurs bases sont largement séparées. Chez *Microcaeculus nicoleae* n. sp. (fig. 67 A), il semble que ces poils se sont engagés dans un *processus de différenciation trichobothridique*. Ils sont relativement longs, en massue dans leur moitié distale, alors que leur partie proximale constitue une hampe. Un amincissement très sensible précède la racine. Le tégument constitue autour de leur base un minuscule entonnoir. Il se peut que ce ne soit là qu'une accentuation du mode d'implantation des poils qui présentent chez cette espèce une légère tendance à l'enfouissement de leur base. On constatera en effet que le poil *Pa* est implanté au fond d'une courte dépression circulaire du tégument. Cependant, l'aspect plus délié de la base de ces poils et leur forme générale, ainsi que la dépression qui est à leur base, montrent un début de spécialisation qui relève vraisemblablement d'une évolution progressive et il ne faudra pas s'étonner de rencontrer une espèce voisine pourvue d'une paire de trichobothries *Po* bien constituées.

Les exemples que nous venons d'envisager nous ont montré une paire de poils où chaque organe est bien individualisé. Il n'en est pas toujours de même. Leurs bases se rapprochent, ils deviennent coalescents, et la paire se trouve alors remplacée par un poil impair. On pourrait évidemment envisager le cheminement inverse et voir dans une paire, le résultat du dédoublement d'un poil impair. Si un poil impair se trouvait à l'origine des poils *Po*, il faudrait qu'il soit de nature secondaire néotriche, car on imagine mal un organe fondamental primitif impair chez un animal à symétrie bilatérale. À notre connaissance, on a généralement reconnu une origine paire à un organe des sens impair chez les animaux à symétrie bilatérale. Or les poils *Po* se retrouvent à des degrés divers du développement chez tous les genres de *Caeculidae* actuellement connus. Ce n'est pas une pure coïncidence. *Ce sont des organes très anciens que nous tenons pour primitifs chez les Caeculidae.* Originellement, il s'agissait vraisemblablement d'une paire de poils ordinaires qui fut sollicitée au cours de l'évolution, dans diverses directions. *Microcaeculus nicoleae* n. sp. nous a montré un exemple où une paire pleinement développée, tendait probablement à acquérir une certaine spécialisation. *Caeculus echinipes nous propose au contraire toutes les étapes qui conduisent de la paire à organes indépendants, au poil impair amoindri* (fig. 67 B, C, D).

Cet état d'imparité se rencontre chez certaines espèces du genre *Neocaeculus*. *N. luxtoni* Coineau 1967 (fig. 10 A et B) montre un poil *Po* impair particulièrement amoindri. Chez d'autres espèces appartenant à ce genre, la paire *Po* est totalement absente.

Ces exemples laissent supposer qu'au cours de la phylogenèse, l'amoindrissement puis la disparition interviennent à la suite de l'établissement de l'état d'imparité. En fait, ces modifications semblent indépendantes.

– *Andocaeculus brundini* (Franz) 1962 *n. gen.* porte, tel la Licorne, un énorme poil impair (fig. 67 E) alors que de son côté, *Allocaeculus catalanus* (fig. 62 NI) présente chez la larve et la protonymphe, une paire de poils amoindris bien séparés.

Au cours de l'ontogenèse, nous avons noté deux types de développement :

– Chez *Allocaeculus catalanus*, les poils *Po* se présentent aux stases larvaire et protonymphale, sous la forme d'une paire de poils amoindris (fig. 62 NI). À partir de la deutonymphe, ils offrent l'aspect normal des poils dorsaux, celui d'une courte massue muriquée. Comme nous le verrons sur de nombreux exemples, l'amoindrissement des poils est chez les *Caeculidae* un signe de « faiblesse », un

Source : MNHN, Paris

état qui précède leur disparition. Ce n'est évidemment pas une règle générale chez les Acariens. Chez les Oribates, on connaît au contraire de très nombreux cas où la disparition intervient brutalement sans signe avant-coureur de nature morphologique. Enfin, rappelons que l'amoindrissement d'un organe semble retarder sa disparition. De toute manière, il s'agit d'une régression qui aboutira à une disparition totale du poil. *Cette évolution régressive se manifeste ici aux niveaux inférieurs de l'ontogenèse* (larve, protonymphe). On peut supposer qu'elle affectera par la suite des stases de plus en plus âgées et que, l'absence succédant à l'état vestigial, on aboutira à la disparition des poils *Po*. Chez cette espèce, il s'agit là d'une modalité évolutive assez courante, dont nous citerons par la suite plusieurs exemples.

— Chez *Microcaeculus hispanicus*, *l'évolution régressive peut fonctionner en sens inverse*. La larve présente une minuscule dépression au voisinage de l'œil impair, à l'emplacement habituel des poils *Po*. Ce minuscule détail doit être interprété comme un vestige du poil *Po* dont il a la valeur du point de vue de la chétotaxie. Par la suite, au cours du développement, on ne retrouve ni poil ni vestige. *On assiste donc ici à la disparition d'un organe au cours de l'ontogenèse.*, la petitesse de celui-ci n'altérant en rien l'intérêt du phénomène du point de vue de l'évolution. Nous manquons toutefois d'états intermédiaires pour la chronologie de ce changement. On ne peut guère préjuger quant à son sens car il se peut qu'il ait tout de même débuté au bas niveau de l'ontogenèse et que le vestige se soit montré par suite particulièrement résistant à l'élimination chez la larve.

Les poils *Po* sont donc intéressants à bien des égards. Ils constituent une paire de poils primitifs très proches de la ligne dorso-sagittale sur laquelle ils peuvent se fusionner pour n'être plus représentés que par un poil impair.

Qu'ils soient pairs ou impairs, ils peuvent être soumis soit à une évolution progressive, spécialisatrice (forme trichohothridique, gigantisme) soit à une évolution régressive qui se manifeste par un amoindrissement, signe avant-coureur d'une disparition totale.

Cette évolution régressive offre peut-être deux modalités, pour chacune desquelles il faudrait rechercher des états intermédiaires.

h) *Les poils impairs de l'opisthosoma*

Ces poils se trouvent implantés le long de la ligne dorso-sagittale, au niveau de chaque alignement transverse. On les nomme donc à la face dorsale de l'avant à l'arrière : *as*, *bs*, *cs*, *ds*, *es*.

Ils n'existent pas dans tous les genres. Ils sont absents chez *Allocaeculus* ainsi que chez les espèces actuellement connues d'*Andocaeculus* n. gen. On les trouve chez la plupart des espèces de *Caeculus* et de *Procaeculus*, et ils se rencontrent chez plusieurs représentants des genres *Microcaeculus* et *Neocaeculus*.

Leur apparition semble obéir à une loi de priorité statistique postéro-antérieure. Dans de nombreuses espèces, les poils *es* et *ds* sont les seuls à exister, le plus faible d'entre eux étant le plus antérieur, *ds*. Ils sont par ailleurs toujours représentés chez les espèces qui possèdent les poils *cs*, *bs*, *as*, cette dernière énumération rendant compte de l'ordre de priorité.

Cette priorité est la même au cours de l'ontogenèse. Tout se passe comme si la région paraxiale du corps était envahie progressivement de l'arrière vers l'avant.

Si d'un point de vue général, la priorité antéro-postérieure semble bien établie, les modalités de détail restent pour leur part assez confuses. Si l'on suit la complication progressive de la chétotaxie de la zone dorso-sagittale au cours de l'ontogenèse ou bien à travers la série des représentants d'un même genre considérés à la même stase, on peut noter une succession de formules numériques rangées dans un ordre croissant, qui correspondent sans doute à des étapes de cette évolution progressive. Le poil impair est tout d'abord remplacé par une paire. Le phénomène se voit très bien chez *Caeculus echinipes* à propos du poil *cs* qui tend à être remplacé par une paire, à partir de la tritonymphe et surtout chez l'adulte. Le degré suivant correspond à l'existence de trois poils dans la région sagittale, puis le poil impair se trouve à son tour remplacé par une paire. Les poils les plus paraxiaux seraient donc les plus jeunes. Cette hypothèse se vérifie souvent chez *Procaeculus willmanni* chez qui les poils les plus récents sont toujours nettement plus petits que ceux qui les précèdent. Mais ici encore, beaucoup de spécimens échappent à cette règle.

Source : MNHN, Paris

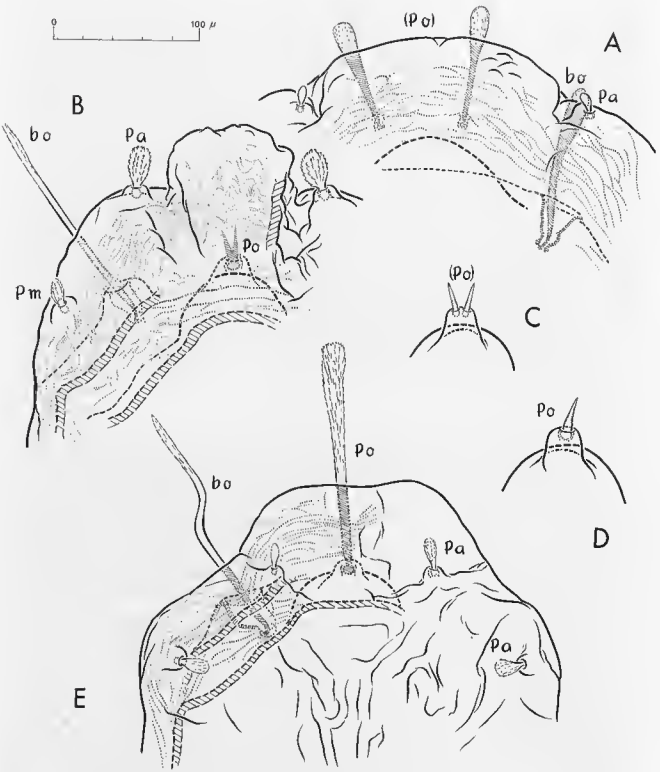


FIG. 67. — Diverses formes d'expression de la paire *Po*. A : *Microcaeculus nicoleae* n. sp. Ils constituent ici une paire largement séparée qui montre une tendance vers l'évolution trichobothridique; B, C, D : *Caeculus echinipes* Dufour 1832, trois étapes conduisant de la paire au poil impair; E : *Andocaeculus brandhni* (Franz) 1962 n. gen. montrant que l'état d'imparité ne conduit pas toujours vers la disparition. On notera à cette occasion la morphologie de la trichobothrie.

Source : MNHN, Paris

Même si cette progression cheminait effectivement ainsi au cours de l'ontogenèse, nous ne serions pas pour autant fixés sur la *nature des poils sagittaux impairs ou de la paire qui leur correspond* :

— S'agit-il de la réapparition d'une paire de poils primitifs paraxiaux qui « engendrent » sur leur territoire de nouveaux poils secondaires?

— Ou bien s'agit-il de poils secondaires « engendrés » par les poils de l'alignement transverse dans sa région paraxiale?

En fait, on devra se contenter de constater que l'envahissement de la région sagittale s'effectue de l'arrière vers l'avant et semble diverger au niveau de chaque alignement transverse sans que cela nous éclaire sur la nature des poils sagittaux, à propos de laquelle on est réduit à des hypothèses.

• *Si l'on tient ces poils impairs pour primitifs*, on peut imaginer qu'ils constituaient de chaque côté de la ligne dorso-sagittale, un alignement longitudinal paraxial par rapport à l'alignement 1 et qu'ils ont été *frappés par* une compression latérale suivie d'*une régression cheminant de l'avant vers l'arrière*, les poils *ds* et *es* étant les plus forts. Lorsque ces deux derniers sont seuls à exister, on serait tenté de leur reconnaître une nature primitive. L'étude du développement de quelques espèces a montré qu'ils apparaissaient toujours à la deutonymphe. Seraient-ils eustasiques? Les exemples ne sont pas assez nombreux pour l'affirmer.

La soumission à ces règles rigoureuses n'est pas un caractère exclusif des poils primitifs. La néotrichie peut parfaitement débuter à une stase et rester stationnaire ou s'épanouir au contraire par la suite.

• *Nous considérons, en fait, plus volontiers, ces poils impairs comme le résultat d'une prolifération de nature néotriche.* L'apparition des poils sagittaux va de pair avec les premières manifestations néotriches. On note en effet, chez de nombreuses espèces des genres *Caeculus* et *Microcaeculus*, la présence de poils néotriches dans les territoires des poils *Pp*, *a2*, *c2*, *e2* qui sont les premiers à être sollicités par ce type d'évolution progressive.

La néotrichie peut se manifester toutefois sur ces territoires, chez des espèces qui ne possèdent pas de poils *s*. *Microcaeculus austriacus* Franz y est particulièrement sujet. Mais comme nous le verrons dans les pages suivantes, *la néotrichie peut avoir une action très localisée. Elle peut même intervenir chez des espèces qui ne possèdent pas tous leurs poils primitifs. Microcaeculus graecus* Franz 1964, nous fournit un exemple remarquable sur lequel nous aurons l'occasion de revenir. Cette espèce n'a pas le poil *b2* qui est incontestablement un poil à la fois primitif et faible, alors que par ailleurs elle possède *es* et *ds*, et que des poils néotriches s'ajoutent sporadiquement au niveau des alignements transverses postérieurs.

La comparaison de l'orientation des champs de néotrichie sur les territoires des poils primaires entre les espèces qui possèdent des poils dorso-sagittaux (*Caeculus*, *Procaeculus*, *Microcaeculus*) et celles qui n'en possèdent pas (*Allocaeculus*) nous incite à formuler une autre hypothèse.

Considérons la plaque centro-dorsale *D* (fig. 79 A). Elle présente trois paires de poils primitifs. Chez *Allocaeculus*, chacun d'entre eux est susceptible « d'engendrer » des poils néotriches vers l'avant et vers l'arrière, ces deux directions étant légèrement inclinées par rapport au plan de symétrie. Chez *Caeculus* et chez *Procaeculus*, les champs de néotrichie ont une orientation franchement transverse. Si chez *Allocaeculus*, l'on fait pivoter ces champs autour de leur poil primitif respectif, leurs moitiés antérieures se rejoignent et se superposent dans la région sagittale. *Les poils impairs dorso-sagittaux sont peut-être des figures de coalescence résultant de l'affrontement des champs néotriches des territoires d'une même paire.*

L'étude de l'inervation de ces poils serait probablement susceptible de nous éclairer sur la filiation et les relations de dépendance de ces différents ensembles chétotaxiques.

Remarques à propos du poil hs

Le poil *hs* est présent chez tous les *Caeculidae* et il est impair. Il se situe dans cette région postérieure dorsale de l'opisthosoma qui est devenue secondairement ventrale. Nous n'avons envisagé que la région dorsale telle qu'elle est actuellement, afin de considérer une entité évolutive, car la situation

Source : MNHN, Paris

d'un organe pèse beaucoup sur sa destinée. Il se dégage ainsi secondairement une unité dorsale et un ensemble ventral.

On ne doit tout de même pas oublier qu'originellement les poils *h*, *PS*, *AD* devaient se distribuer dans le prolongement des alignements dorsaux. Le fait que le nombre primitif semble être de 3 pour les poils *AD* et *PS* nous laisse supposer qu'il y avait 3 alignements longitudinaux dorsaux primitifs et non deux. D'autre part, la présence de deux paires *hα* et *hπ* dans le genre *Procaeculus* nous incite à abonder dans ce sens, en supposant que le poil *hs* résulte de la fusion des deux éléments de la paire la plus paraxiale. Le plus paraxial de ces 3 alignements aurait disparu dans la région antérieure de l'opisthosoma et n'aurait subsisté à l'arrière que sous la forme d'un poil impair *hs* et des paires *PS3* et *AD3*. Cette hypothèse est en accord avec la priorité postéro-antérieure que l'on remarque dans l'ordre d'apparition des poils dans la région sagittale dorsale de l'opisthosoma.

Résumé

Les poils impairs de la région dorso-sagittale des *Caeculidae* ont retenu tout particulièrement notre attention en raison de leur caractère insolite et de leur rareté dans les autres groupes d'Acariens.

Les poils Po correspondent à une paire de poils primitifs qui peuvent devenir coalescents et se trouver soumis à des processus évolutifs de nature progressive ou régressive suivant les genres.

Les poils impairs de la région dorso-sagittale de l'opisthosoma n'existent pas chez tous les *Caeculidae, nous demeurons perplexe quant à leur nature* :

— *S'ils sont primitifs*, ils résultent de la fusion dans le plan sagittal d'une rangée de poils primitifs paraxiaux qui sont soumis à une régression cheminant de l'avant vers l'arrière.

— Si l'on penche au contraire pour une *nature néotrichie*, on peut supposer, comme nous le faisons, qu'ils résultent de l'affrontement dans la région sagittale des champs de néotrichie des poils primitifs d'une même paire.

2) LES POILS PRIMITIFS DE LA FACE DORSALE DU CORPS ET L'ÉVOLUTION RÉGRESSIVE

a) *Les poils primitifs et leur personnalité : l'idiophylaxie*

À la face dorsale du corps, les poils primitifs qui constituent le *réseau chétotaxique fondamental commun* à toutes les espèces actuelles de *Caeculidae* ou à leurs ancêtres sont au nombre de 15 paires. *Po*, *bo*, *Pa*, *Pm*, *Pp*, sur l'aspidosoma et *a1*, *a2*, *b1*, *b2*, *c1*, *c2*, *d1*, *d2*, *e1*, *e2*, à la face dorsale de l'opisthosoma.

Chez toutes les espèces actuellement décrites, ces poils *se reconnaissent très facilement* lorsqu'ils existent. Ils se singularisent généralement *par leur forme* et *par leur taille* nettement plus forte que celle des poils néotriches. On dit qu'il y a idiophylaxie. C'est chez *Allocaeculus* que leur approche sera la plus immédiate, car ce genre comporte des exemples spectaculaires. *A. catalanus* a déjà montré que les poils protonymphaux se distinguaient toujours par une forte taille parmi les poils néotriches des stases âgées et que leur verrue basale était également affectée du même avantage. Cette particularité morphologique est encore accentuée chez d'autres espèces telles que *A. multispinosus* Franz 1955, *A. spinosissimus* Franz 1952, *A. echinatus* Franz 1952, *A. hystricicformis* Franz 1952, *A. kocheri* Franz 1964, *A. ouadaiensis* 1957, *A. hystrix* Lawrence 1939, *A. erinaceus* n. sp. Mais c'est incontestablement chez *A. pilosus* Lawrence 1939 que la différence morphologique est la plus étonnante (fig. 68). Cette espèce qui n'est actuellement connue que par son holotype, possède des poils protonymphaux minces, isodiamétriques, quatre fois plus longs que les poils néotriches qui les accompagnent. Ces derniers offrent au niveau des alignements transverses postérieurs, cet aspect classique de massue muriquée, et si vers l'avant, leur forme est plus allongée, flexueuse ou en faucille, ils n'ont de toute façon rien de commun avec l'aspect filamenteux des poils protonymphaux. Remarquons toutefois que les poils *c1*

Source : MNHN, Paris

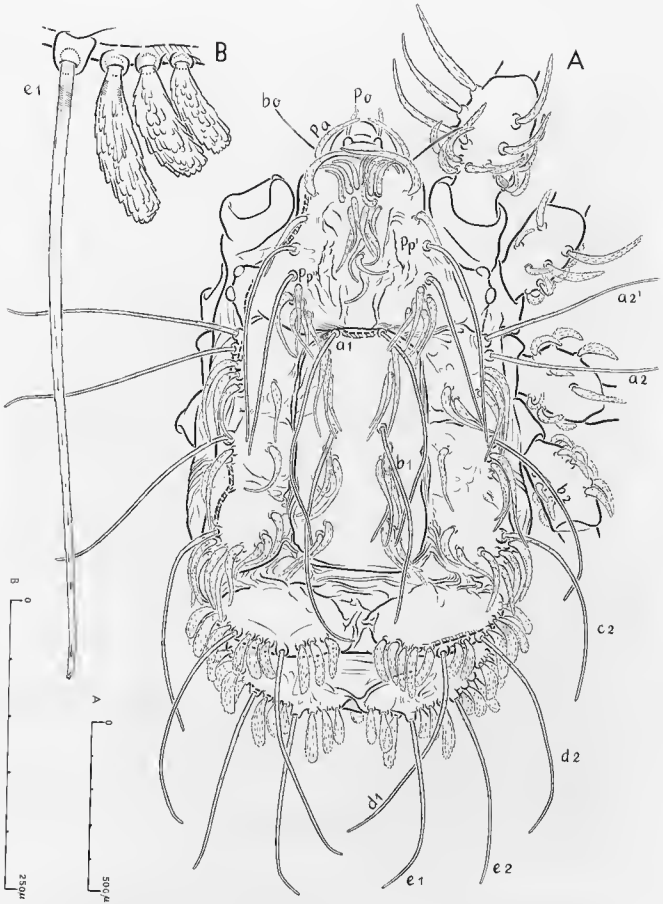


FIG. 68. — *Allocaeculus pilosus* R. F. Lawrence 1938. Femelle, type. A : Vue dorsale du roeps; B : Détail du poil *e1* gauche et des poils secondaires voisins. Cette espèce est un des plus beaux exemples d'hétérotrichie. Les poils protonymphaux qui sont peut-être tous des poils primitifs sont vraiment très différents des poils secondaires; chez ces derniers, on notera enfin les gradients de taille particulièrement nets au niveau des poils *d* et *e*.

3 564 022 6

Source : MNHN, Paris

semblent échapper à cette règle et il ne nous est pas possible, en l'absence d'autres spécimens, de savoir la valeur que l'on doit attribuer à cette remarque qui concerne peut-être une vertition ou une anomalie.

La néotrichie a parfois un effet uniformisant, les poils primitifs passant inaperçus dans la foule des néotriches. Il y a ***idiolysie***. On ne peut tout de même pas dire que les *Caeculidae* atteignent un tel degré. Chez *A. sclerodermatus* André 1936 (fig. 66), et *A. hirsutus* n. sp. (fig. 69), qui sont à notre connaissance les plus affectés par ces processus, les poils protonymphaux se signalent encore à notre attention par une taille légèrement plus forte qu'accompagne une morphologie un peu particulière. Enfin, en désespoir de cause, l'examen du diamètre de la verrue basale des poils peut fournir un excellent indice pour les démasquer. *Ces poils sont généralement plus longs et plus volumineux que les néotriches, mais cette règle connaît des exceptions* où ils sont au contraire plus courts. Les poils de la plaque centro-dorsale de *A. kalahariensis* n. sp. (fig. 70 A) illustrent particulièrement bien ce phénomène qui semble étonnant au premier abord. *En fait, là encore*, les poils protonymphaux qui sont nettement plus courts et plus globuleux que les autres ont bien conservé *leur personnalité qui se dégage de l'ensemble*.

Les particularités morphologiques des poils protonymphaux débordent parfois le cadre de la face dorsale du corps et *concernent certains poils de la face dorsale des pattes*. Il existe tout d'abord, incontestablement une similitude morphologique entre les poils dorsaux du corps et ceux de la face dorsale des pattes. Elle est particulièrement frappante chez les *Caeculidae* qui possèdent des poils remarquables comme les larges écailles muriquées de *A. sclérodermatus* André 1936. Mais cette ressemblance est également très nette chez les autres espèces si l'on y prête attention. Les particularités morphologiques des poils protonymphaux se retrouvent également sur les pattes. *A. erinaceus* n. sp. est une espèce très proche de *A. hystrix* Lawrence dont elle diffère entre autre par le grand développement que prennent des poils protonymphaux périphériques et postérieurs de l'opisthosoma qui sont érigés, longs, et robustes. Ce caractère affecte également certains poils dorsaux du trochanter, surtout aux deux premières paires de pattes où ils se hérissent comme de puissants ergots.

Les poils protonymphaux d'Allocaeculus correspondent certainement pour la plupart aux poils primitifs des Caeculidae. Cependant, la duplication qui affecte les poils *Pp* et *a2* semble être d'origine secondaire. On ne la trouve régulièrement que dans le genre *Allocaeculus*. Dans les autres genres, les poils supplémentaires qui apparaissent au voisinage de *Pp* et de *a2*, correspondent aux premières manifestations de la néotrichie. Chez *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. (fig. 73), ils apparaissent sporadiquement au même titre que ceux que l'on note auprès des poils *c2* et *e2*.

b) *Le développement des poils primitifs au cours de l'ontogenèse et l'évolution régressive par retardement*

Toutes les larves de *Caeculidae* possèdent sensiblement la même chétotaxie, les différences concernant la paire *Po* et le degré de développement de certains poils. Tous leurs poils sont primitifs, mais elles ne les possèdent pas tous, elles sont prototriches. Il leur manque sur l'aspidosoma le poil *Pp* et tous les poils de l'alignement longitudinal antiaxial de l'opisthosoma, sauf *a2*.

L'étude du développement de plusieurs espèces appartenant à plusieurs genres a montré que l'acquisition de ces poils déficients se faisait dans un ordre bien défini, mais que ce protocole n'était pas le même pour tous les représentants de la famille.

Chez *Allocaeculus catalanus*, tous ces poils apparaissent ensemble à la protonymphe. Chez les autres représentants de la famille, *l'ordre de priorité semble commun aux différentes espèces d'un même genre, mais il varie d'un genre à l'autre* comme le fait apparaître le tableau ci-dessous dans lequel les chiffres romains indiquent la stase nymphale à laquelle ils apparaissent.

	b2	c2	d2	e2
Microcaeculus hispanicus	III	II	II	II
Caeculus echinipes	I	II	III	II
Neocaeculus luxtoni	I	II	II	II

Source : MNHN, Paris

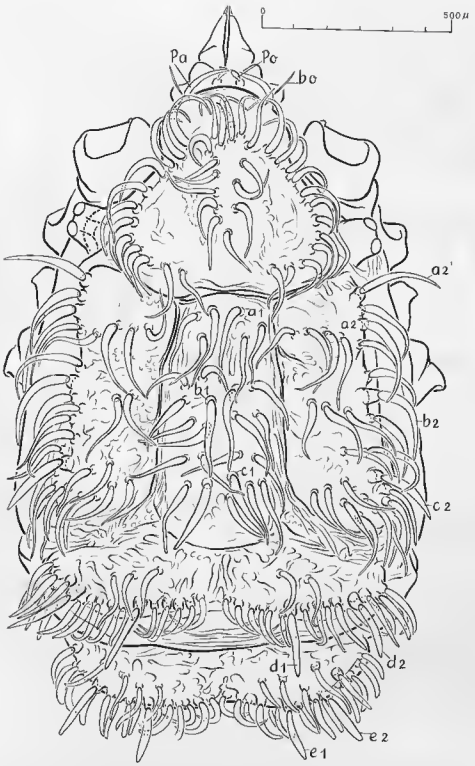


FIG. 69. — *Allocaeculus hirsutus* n. sp. Femelle holotype, vue dorsale du corps; cette espèce montre un exemple de néotrichie où les poils secondaires ressemblent beaucoup aux poils primitifs.

Source : MNHN, Paris

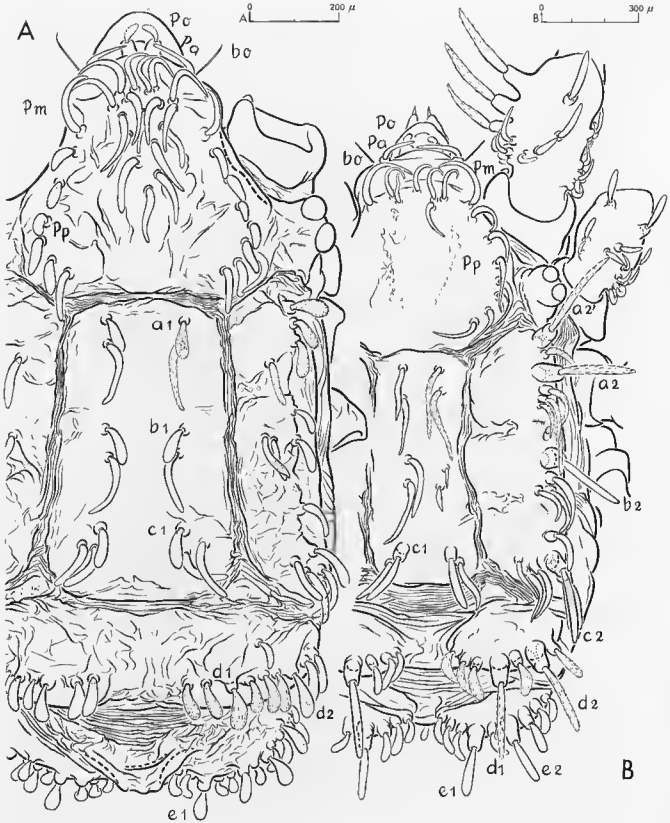


FIG. 70. — A : *Allacaeculus kalahariensis* n. sp., femelle, holotype, vue dorsale du corps ; cette espèce montre que les poils primitifs ne sont pas toujours plus grands que les poils secondaires, mais qu'ils présentent par contre toujours une morphologie qui permet de les démasquer au milieu de la foule des poils néotriches ; B : *A. histrix* R. F. Lawrence 1939, femelle, holotype ; cette espèce offre une hétérotrichie très accentuée ; elle montre par ailleurs un écart qui porte sur la taille des deux poils du même territoire, le primitif *b1* et le secondaire qui l'accompagne ; ceci montre les relations étroites qui existent entre poils d'un même territoire et la ressemblance qu'on peut noter avec le poil homologue de l'espèce la plus voisine (fig. 71) laisse à penser que ce type de variation n'est pas le seul fait du hasard ; sur cette espèce, il est difficile de délimiter les territoires des poils *Pp* et *Pm* ; *A. kalahariensis* n. sp. et *A. ernacus* n. sp. (fig. 71) montrent deux types morphologiques de poils primitifs et secondaires qui se répartissent sur deux territoires voisins parfaitement délimités en arrière du poil *Pm*.

Source : MNHN, Paris

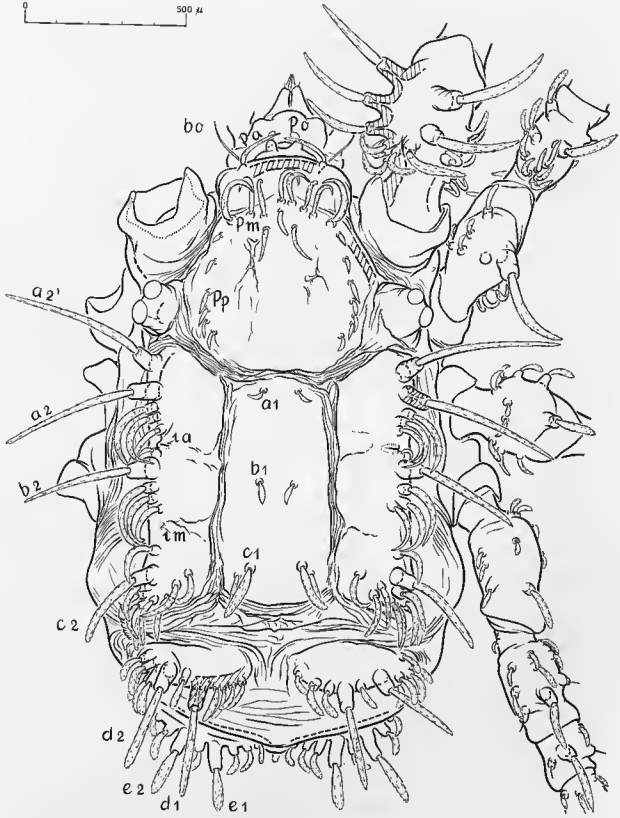


FIG. 71. — *Allocaeculus crinaceus* n. sp. Vue dorsale du corps. On notera chez cette espèce la forte hétérotrichie et l'acquisition par certains poils dorsaux des trochanters du type morphologique des poils primitifs dorsaux de l'opisthosoma.

Source : MNHN, Paris

La différence la plus nette concerne le poil *b2* qui est le plus précoce au cours de l'ontogenèse de *Caeculus* et de *Neocaeculus* alors qu'il est le plus tardif chez *Microcaeculus*. Chez *Caeculus echinipes* Dufour, *d2* n'apparaît qu'à la tritonymphe. Ce retard à l'apparition ne frappe pas ces deux poils par hasard. Ces faits relèvent de phénomènes évolutifs profonds. Les diagrammes de fréquence nous montrent que le poil *b2* chez *Microcaeculus steineri delawarei* n. ssp. ou *M. hispanicus*, et le poil *d2* chez *Caeculus echinipes*, sont sujets à de nombreux écarts. Leurs présence chez l'adulte n'est pas définitive, plus exactement ce poil primitif a tendance à ne plus apparaître vers la fin de l'ontogenèse. *Cette absence aléatoire, ou vertition, se rencontre chez les espèces voisines à l'état de caractères constants.* GRANDJEAN (1944 a, p. 38) a noté un écart par défaut de *b2* chez le spécimen de *Microcaeculus liguricus* qu'il a figuré. À cette occasion, il faut remarquer que la faiblesse de ce poil est à mettre en relation avec son absence normale chez *M. insolitus* André 1935. *M. sabulicola* Franz 1952 montre chez l'adulte une chétotaxie plus pauvre et c'est précisément en plus de *b2*, le poil *d2* qui manque régulièrement. Enfin, *M. franzi* Coineau 1968, *espèce vicariante* de *M. sabulivola* en Corse, ne présente chez l'adulte qu'un seul poil post-larvaire *Pp.* C'est à notre connaissance le *Caeculidae* dont la chétotaxie est la plus déficiente chez l'adulte.

La figure 72 nous permet de comprendre la marche du phénomène au cours de la phylogenèse en comparant les spectres de la chétotaxie de *Microcaeculus franzi*, *M. sabulicola* et *M. hispanicus*. Le développement de chacune des espèces se lit sur un alignement vertical, les stases du même niveau ontogénétique (NI, NII, NIII) étant disposées sur un même rang transverse. En passant de la droite vers la gauche, c'est-à-dire d'une espèce à chétotaxie primitive complète aux espèces prototriches de plus en plus déficientes, *on retrouve la même chétotaxie à des stases de plus en plus âgées*. La diagonale attire l'attention sur ces homologies. L'apparition des poils post-larvaires soumis à cette évolution régressive se fait donc de plus en plus tard et finit par ne plus avoir lieu chez l'adulte. Les poils les plus faibles tels que *b2* et *d2* sont les premiers à être éliminés. *Il s'agit là d'un exemple d'**évolution régressive par retardement.***

c) ***Le nanisme et l'amoindrissement, manifestations morphologiques de la faiblesse relative des poils***

La faiblesse relative des poils ne se manifeste pas seulement par les écarts ou les déficiences. *Les poils faibles sont généralement plus petits que les autres surtout à leur stase d'apparition* au cours de l'ontogenèse. Cette stase précède en fait leur niveau actuel de disparition, au cours du temps phyllogénétique. Cet amoindrissement est particulièrement net pour *b2* chez *Microcaeculus hispanicus* (fig. 58 et 59) et nous avons constaté ce phénomène sur de très nombreux exemples. Dans ce cas, le poil simplement plus petit, conserve une ornementation normale.

L'***amoindrissement*** *peut présenter une autre modalité qui tend au contraire à transformer le poil en un minuscule vestige résistant vis-à-vis de la disparition complète.* Le poil est tout d'abord minuscule, lisse, mais il est légèrement renflé, et on devine une cavité médullaire. Le stade suivant de cette régression correspond à un minuscule bâtonnet lisse. Ces deux figures d'amoindrissement sont particulièrement nettes pour les poils *Pa*, *Pm* et *Po* et *a2*. La figure 72 sur laquelle nous avons schématisé ces deux états, nous montre que l'amoindrissement se manifeste de plus en plus tard au cours de l'ontogenèse lorsqu'on passe d'une espèce paléotriche (à droite) aux espèces multidéficientes (à gauche). Chez *M. frauzi*, l'amoindrissement atteint déjà la tritonymphe. On peut imaginer que cette régression est particulièrement avancée chez la protonymphe ou chez la larve de cette espèce. Nous ne connaissons pas ces formes immatures et c'est bien dommage.

On pourrait s'attendre à voir disparaître des poils *Pp* et *a2*, mais rien n'est moins sûr car il existe vraisemblablement des états encore plus vestigiaux comparables à ceux que l'on connaît pour les poils *Po* et ceux des paraproctes qui contribuent à prolonger le sursis de ces poils. Sur la figure 72 à droite et au-dessous de la diagonale, les apparitions ou les disparitions de poils vont bon train. Dans la moitié supérieure gauche, l'amoindrissement semble avoir figé la chétotaxie. *Il faut donc considérer deux degrés dans les modifications morphologiques des poils, parallèlement à l'évolution régressive :*

Source : MNHN, Paris

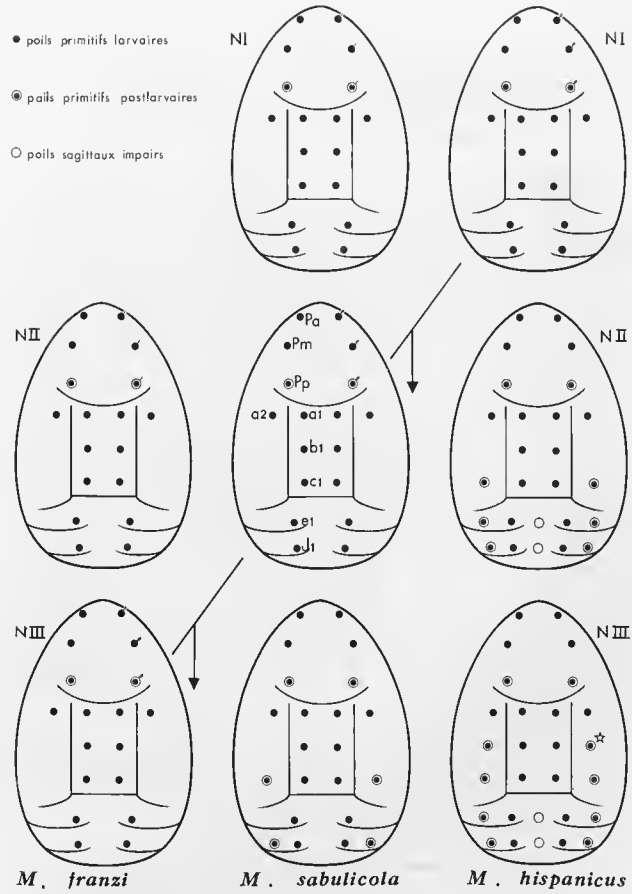


FIG. 72. — Exemple d'évolution régressive par retardement. Représentation schématique de la série des nymphes de trois espèces appartenant au genre *Microcaecilius*. On constate en passant de la colonne de gauche à celle de droite que les poils de l'alignement antiaxial de la face dorsale de l'opisthosoma apparaissent de plus en plus tard au cours de l'ontogenèse lorsque l'on passe d'une espèce à l'autre, pour ne plus apparaître finalement même chez l'adulte comme le montre *M. franzi* (fig. 62). La diagonale et les flèches montrent que la même chétotaxie existe chez ces trois espèces à trois âges différents; la chétotaxie primitive ayant été définie, nous pouvons déduire le sens de cette évolution.

Source : MNHN, Paris

– le ***nanisme*** des poils faibles ;
– l'***amoindrissement*** de ceux qui résistent longtemps à l'élimination.

3) LA NÉOTRICHIE : UN EXEMPLE D'ÉVOLUTION PROGRESSIVE

a) ***Les premières manifestations de la néotrichie chez Microcaeculus et son extension chez Allocaeculus***

M. st. delamarei n. ssp. (fig. 73) présente dès la tritonymphe, la chétotaxie de l'adulte de *M. hispanicus*, c'est-à-dire une formule paléotriche pourvue en outre des poils impairs *ds* et *es* auxquels nous attribuons sans conviction, une origine secondaire. On voit apparaître ensuite chez l'adulte, des poils supplémentaires de nature néotriche qui s'implantent près des poils *Pp*, *a2*, *c2* et *e2*.

La présence de ces poils est très incertaine, et ils correspondent en fait (fig. 73) à des *écarts par excès*. Nous assistons donc là aux toutes premières manifestations de la néotrichie. Chez une autre espèce du même genre, *M. laoshanensis* Jacot 1936, de Chine, l'examen des spécimens immatures du syntype a permis de constater que cet état de *néotrichie commençante* se manifestait beaucoup plus tôt au cours de l'ontogenèse et affectait déjà la protonymphe (fig. 74). Elle s'étoffe ensuite au cours de l'ontogenèse et prend une réelle importance chez l'adulte (fig. 74 et 75). On remarquera que le poil *b2* qui est le plus faible des poils primitifs postlarvaires dans ce genre est le dernier à « donner naissance » à des poils néotriches.

Le genre *Microcaeculus* n'est pas le seul à posséder des espèces néotriches, il serait plutôt celui qui possède des espèces prototriches les plus déficientes. Les genres *Caeculus*, *Procaeculus* et *Allocaeculus présentent au contraire, une nette tendance à la néotrichie*. La comparaison directe et précise de la chétotaxie de ces espèces est délicate car si l'établissement d'homologies entre les poils néotriches de deux espèces voisines est souvent incertain, il devient hasardeux, voire impossible entre espèces appartenant à des genres différents. Il faut alors envisager l'étude comparative à un autre degré en considérant les différents territoires néotriches globalement. On s'attache alors au nombre de poils et à leur distribution d'ensemble, au voisinage de chaque poil primitif.

La figure 74 montre alors que la deutonymphe d'*Allocaeculus catalanus* Franz correspond à un état néotriche de même intensité que l'adulte de *M. laoshanensis* Jacot. Les stases ultérieures d'*A. catalanus* apportent de nouveaux poils dans chaque territoire néotriche et la plaque centro-dorsale est à son tour envahie. Il faut noter ici que le territoire *a1* est le dernier à être doté d'un poil néotriche au cours de l'ontogenèse chez cette espèce, et qu'il est précisément le territoire le plus pauvre en poil lorsque l'on considère l'ensemble des différentes espèces actuellement connues. La néotrichie est donc ici plus précoce et plus abondante que chez *M. laoshanensis*. Si l'on parcours successivement les colonnes verticales de *la fig. 74 de haut en bas, et en partant de la gauche, on passe progressivement d'une forme prototriche multidéficiente à une forme fortement néotriche*. Nous ne voulons pas évidemment montrer une filiation, il s'agit simplement de faire saisir globalement le déroulement de cette évolution progressive qu'est la néotrichie.

Le tableau montre que chez les *Caeculidae, la néotrichie est d'autant plus intense chez les adultes qu'elle est précoce au cours de l'ontogenèse*. Globalement, son développement est comparable d'une espèce à l'autre à un même niveau d'intensité. L'invasion des territoires des poils primaires se fait progressivement à chaque stase et cette multiplication semble respecter certaines priorités. Les territoires des poils *Pp*, *a2* et *e2* semblent être les plus précoces et les plus prolifiques si l'on considère l'ensemble de la famille. Mais nous montrerons dans un chapitre ultérieur, que la variété des processus est propre à décourager quiconque tenterait d'établir des lois générales précises.

b) ***Vision synoptique du phénomène chez Procaeculus*** (fig. 76)

Le genre Procaeculus nous offre toute une gamme de néotrichies d'intensités différentes et nous regrettons de ne pas avoir pu étudier, faute d'immatures, l'ontogenèse des espèces que nous avons

Source : MNHN, Paris

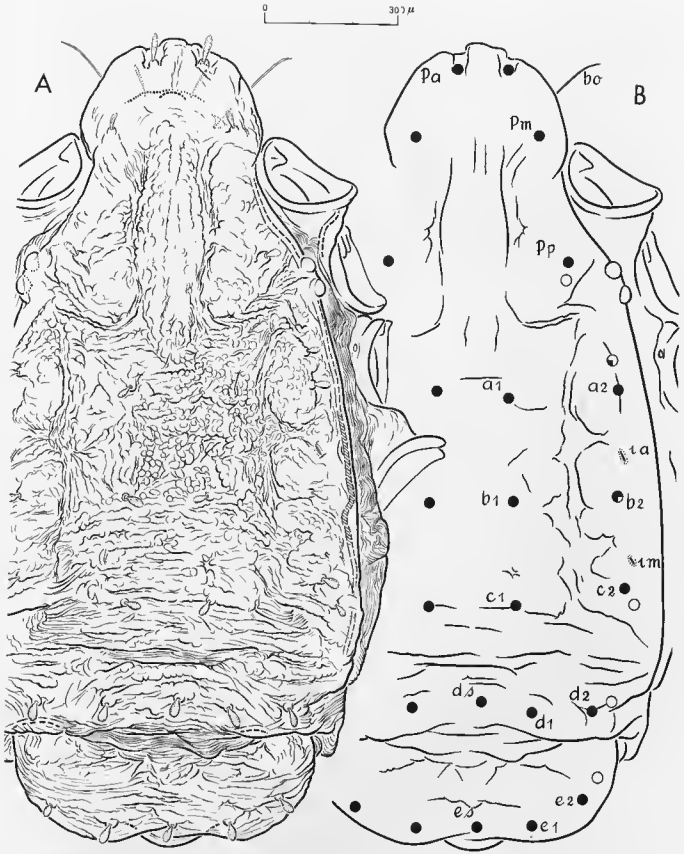


FIG. 73. — *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. Femelle. A : Aspect dorsal du corps de l'animal; B : Représentation schématique du spectre de la chétotaxie chez l'adulte.

Source : MNHN, Paris

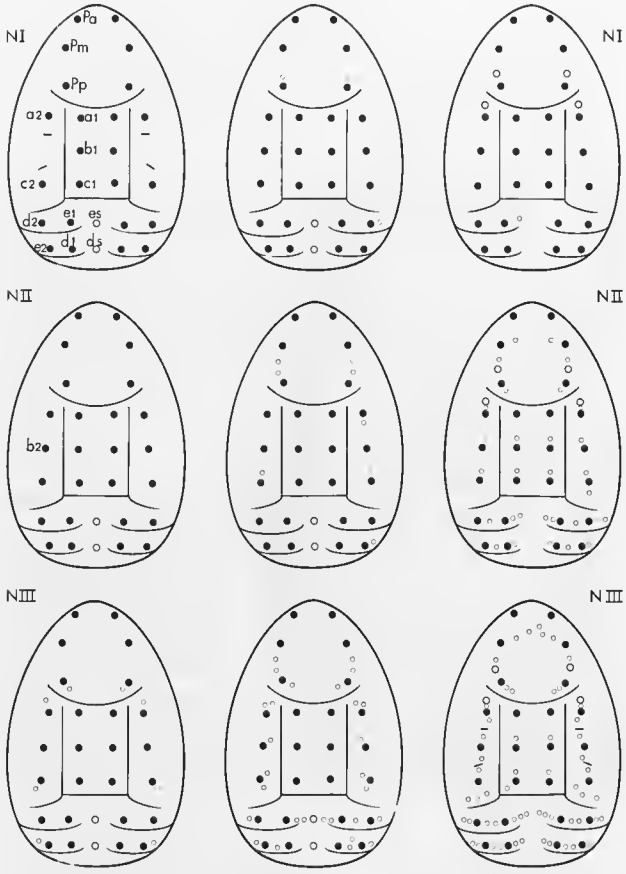


FIG. 74. — Diagrammes montrant la progression de la néoricule dont les premières manifestations sont assez comparables dans ces trois espèces, donc dans deux genres très différents, et qui est d'autant plus importante qu'elle est plus précoce.

Source : MNHN, Paris

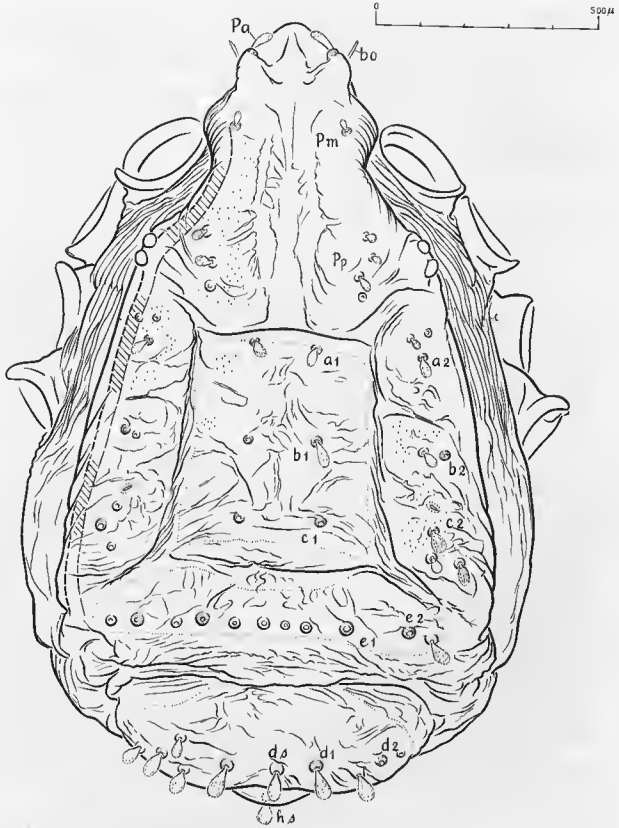


FIG. 75. — *Microcaeculus laoshanensis* Jarot 1936, holotype ; femelle, corps en vue dorsale. Beaucoup de poils sont tombés, mais le caractère de leur verrue basale permet toutefois de reconnaître les poils primitifs (pointillés) et d'avoir une idée satisfaisante de la chétotaxie qui relève d'une forte néotrichie peu commune dans ce genre.

Source : MNHN, Paris

rassemblées à titre d'exemple sur la figure 76; Cette étude nous aurait vraisemblablement permis de constater que le développement d'une espèce néotriche comporte des étapes comparables aux états que représentent ces différentes espèces que nous avons schématisées, *l'ontogenèse cheminant parallèlement à la phylogenèse dans cette évolution progressive qui est une* ***proprogression*** (progression à la fois au cours du temps phylogénétique et du temps ontogénétique).

Ce tableau appelle une autre remarque. Au sein d'un même genre, les espèces les plus néotriches sont généralement les plus grosses. Cette tendance au gigantisme s'inscrit parfaitement dans le cadre d'une évolution progressive. Les schémas ont été exécutés d'après le type de chacune des espèces et figurés à un même grossissement. Ce phénomène n'est pas toujours aussi schématique et il comporte des exceptions.

4) LES DEUX TENDANCES ÉVOLUTIVES AU SEIN DU GENRE *MICROCAECULUS* ET LEUR COEXISTENCE CHEZ UNE MÊME ESPÈCE

Nous venons d'assister aux premiers balbutiements de la *néotrichie chez M. st. delamarei* n. ssp., et à son explosion chez *M. laoshanensis*. Nous sommes en pleine *évolution progressive*. Par ailleurs, dans un chapitre précédent, nous avons suivi la perte des poils primitifs postlarvaires par retardement, le stade ultime de cette dénudation étant représenté par *M. franzi. Il s'agit là au contraire d'une évolution régressive. Le genre Microcaeculus montre donc deux tendances évolutives divergentes, l'une simplificatrice, l'autre multiplicatrice dont le point commun de départ est un noyen terme hypothétique.* Cette chétotaxie sobre de l'Archétype constitue l'infrastructure dont les descendants ont hérité. Elle peut ne s'exprimer que partiellement ou devenir le point de départ de poussées néotriches. La double flèche symbolise sur la figure 77 les deux types d'évolution. Là encore nous ne montrons pas une filiation directe bien que certaines espèces soient incontestablement très proches, mais une juxtaposition d'états qui dérivent d'un même motif central.

La variété des espèces de *Microcaeculus* nous a permis de réaliser ce tableau qui doit rester simple pour conserver un certain caractère didactique. Mais il est inévitablement insuffisant devant la complexité des phénomènes responsables de la diversification des espèces. On pourrait être enclin à penser qu'une néotrichie ne survient que chez des animaux qui possèdent tous les poils primitifs, les poils néotriches constituant en quelque sorte un supplément. C'est ce que l'on constate généralement. GRANDJEAN a d'ailleurs fait remarquer que la *néotrichie* semblait parfois exercer un *rôle conservateur vis-à-vis des poils primitifs*. C'est vraisemblablement ce qui se passe chez *Allocaeculus. En fait, Microcaeculus graecus* Franz 1964, *montre que la régression et la progression peuvent coexister chez une même espèce. M. graecus*, qui est proche de *M. st. delamarei* n. ssp., présente une chétotaxie analogue, mais sans poil *b2*. Elle est donc déficiente à ce niveau là, alors qu'elle présente une néotrichie évidente à l'arrière du corps.

L'existence de cette espèce n'est d'ailleurs pas surprenante car, comme on peut le voir sur le diagramme (fig. 73 B), le poil *b2* est sujet à de nombreux écarts par défaut chez *M. st. delamarei* n. ssp. *Une même espèce peut donc présenter, dans une série d'organes homéotypes, le résultat de l'action de deux tendances évolutives aussi opposées que la néotrichie et l'évolution régressive par retardement.*

Cette remarque est à rapprocher de celle que GRANDJEAN a faite (1942, 43, p. 132-138) à propos de *Bimichaelia campylognatha*. Cette espèce a perdu au menton trois des quatre paires primitives de poils, alors qu'en même temps apparaissaient de nombreux poils secondaires sur l'hystérosoma.

Ce phénomène est en fait à mettre au compte de la diversité des modalités d'apparition de la néotrichie et du caractère souvent très localisé de ses manifestations. Les exemples qui vont suivre nous feront entrevoir l'infinité des combinaisons chétotaxiques dont la nature dispose.

Source : MNHN, Paris

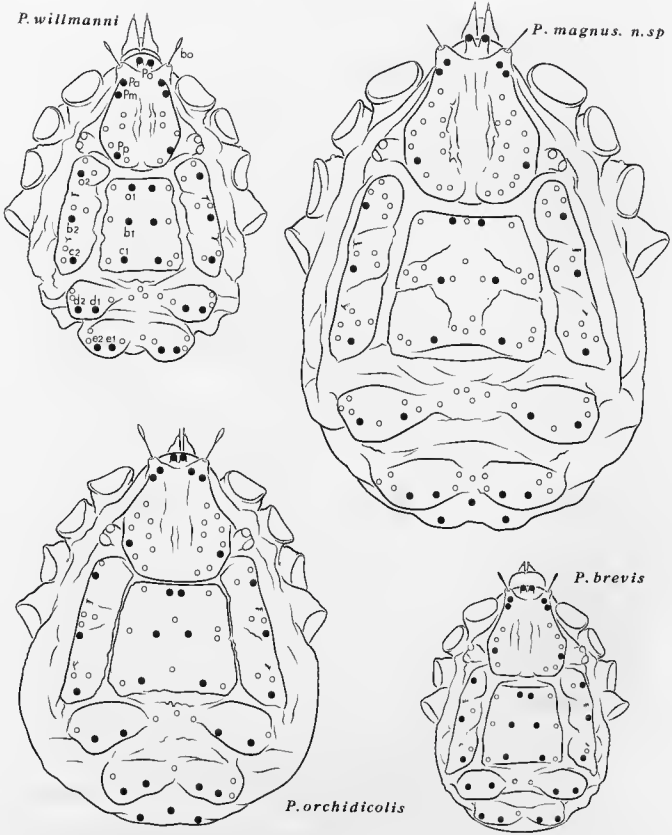


FIG. 76. — La néotrichie dans le genre *Procerculus* Jacot 1936. Les faces dorsales des adultes des quatre espèces sont toutes schématisées d'après l'étude du type et figurées à la même échelle de manière à montrer le parallélisme qui semble exister entre la taille et l'importance de la néotrichie.

Source : MNHN, Paris

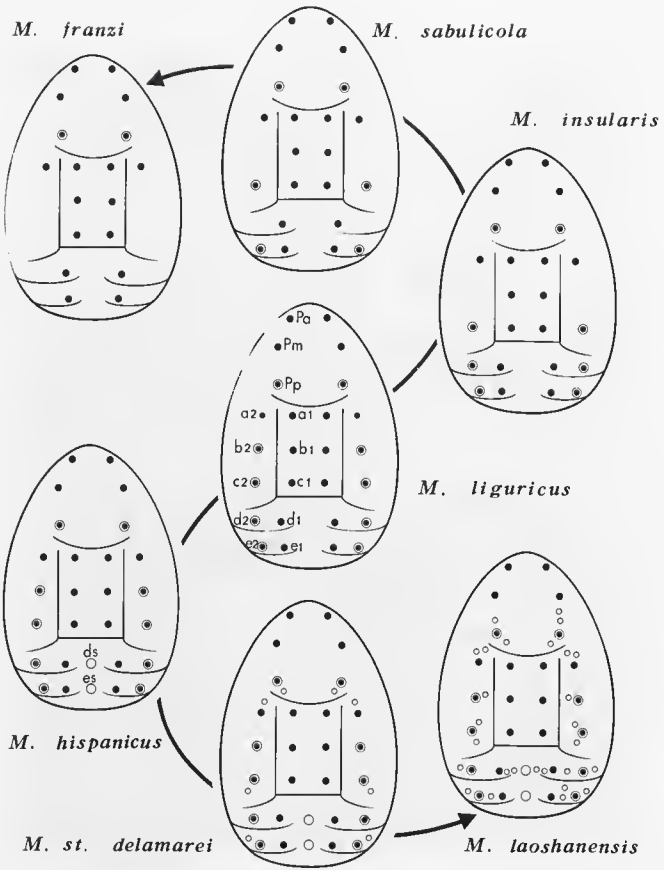


FIG. 77. — Les deux tendances évolutives au sein du genre *Microcaeculus* Franz 1952. *M. liguricus*, au centre, présente une chétotaxie dorsale essentiellement constituée par tous les poils primitifs; les poils *ds* et *es* font l'objet d'une figuration symbolique particulière qui traduit notre incertitude quant à leur nature; les symboles ont la même signification que sur la figure 72; dans le sens *liguricus-franzi*, on note une prorégression (progression au cours de l'ontogenèse combinée à une régression au cours de la phylogenèse), alors que dans le sens *liguricus-laoshanensis*, il s'agit d'une proprogression (progression à la fois au cours de l'ontogenèse et de la phylogenèse).

Source : MNHN, Paris

5) QUELQUES ASPECTS DE LA NÉOTRICHIE CHEZ LES *CAECULIDAE* ET SES ENSEIGNEMENTS

a) *Le caractère local des manifestations de la néotrichie*

La néotrichie peut se manifester indépendamment sur les diverses régions du corps et avoir même une action particulièrement localisée. Chez *Allocaeculus*, elle semble affecter toute la face dorsale du corps. En fait, il n'en est rien, les poils *Po*, *bo* et *Pa* ne sont pas accompagnés de poils néotriches.

Si l'on considère l'ensemble des espèces de *Caeculidae*, on constate que sur l'opisthosoma, les alignements transverses postérieurs *d* et *e* sont souvent affectés en même temps par la néotrichie. Dans la partie antérieure de cette région du corps, les alignements transverses *a*, *b* et *c* donnent au contraire lieu à diverses combinaisons :

— Toute cette zone peut être recouverte d'une multitude de poils secondaires dont l'ensemble commence à esquisser des bandes néotriches transverses comme le montrent *Allocaeculus sclerodermatus* (fig. 66) et *A. hirsutus* n. sp. (fig. 69).

— Chez *Allocaeculus nigeriensis* n. sp., la néotrichie affecte seulement les territoires des poils des sclérites latéraux *L*, soit *a2*, *b2*, *c2* alors que les poils *a1*, *b1*, *c1* du sclérite centro-dorsal *D* restent isolés. Il semble d'ailleurs que dans ce genre, ce sclérite soit généralement le plus pauvre, et que les poils *a1* et *b1* soient les moins atteints par la néotrichie comme cela se passe chez *A. tchadensis* Franz 1957.

— *Calocaeculus lawrencei* n. gen., n. sp. (fig. 78) présente bien au contraire, une répartition inverse. Les sclérites latéraux (territoires *a1*, *b1* et *c1*) restent prototriches alors que la néotrichie envahit le sclérite D.

b) *Le territoire du poil primitif, unité de base*

En l'absence d'une connaissance précise du déterminisme de ce phénomène, *la néotrichie apparaît donc sous un jour capricieux.* Nous avons essayé de reconnaître des corrélations entre les divers territoires primaires du point de vue du développement de la néotrichie.

Les sclérites semblent constituer le plus souvent des unités. Nous venons de le constater dans les exemples précédents pour *L* et *D*, et cette remarque est en fait surtout valable pour les sclérites postérieurs *M* et *P*. Cependant, une enquête à travers la famille apporte rapidement des exemples qui conduisent à la fragmentation des sclérites longitudinaux et *en fin de compte, l'unité d'action de la néotrichie se trouve réduite au territoire de chacun des poils primitifs.*

La notion de ***territoire*** n'est certainement pas une vue de l'esprit. Elle est matérialisée par une certaine surface sur laquelle apparaissent les poils secondaires qui s'organisent en champs néotriches, et que semble régir la forte « personnalité » du poil primitif.

L'unité du territoire se traduit par le regroupement des poils secondaires autour de leur poil primitif. Ce phénomène est particulièrement net sur les sclérites *L* et *D* de *A. sclerodermatus* (fig. 66 B). On ne voit pas de poil dont l'affectation serait ambiguë.

Les liens qui existent entre les poils secondaires et le poil primitif, se manifestent parfois dans leur morphologie. L'holotype d'*A. hystrix* Lawrence 1939 (fig. 70 B), présente un écart fort instructif à ce sujet. Sur le sclérite *D*, on constate qu'à droite, le territoire *b1* porte deux poils courts, alors que son symétrique et ses proches sont particulièrement bien développés. Le poil néotriche a été frappé en même temps que le poil primitif. Cette vertition n'est certainement pas sans rapport avec l'existence d'une espèce voisine *A. erinaceus* n. sp. (fig. 71) chez laquelle les poils primitifs du sclérite *D* sont précisément courts. Cette dernière espèce nous montre d'ailleurs un autre exemple. Les poils *Pm* et *Pp*, ainsi que les poils secondaires de leurs territoires, sont longs, minces et arqués chez *A. hystrix*. Chez *A. erinaceus* n. sp., les poils *Pp* et les néotriches de leurs territoires sont nettement plus courts et plus

Source : MNHN, Paris

FIG. 78. — *Calocaeculus lawrencei* n. gen. n. sp. A : Femelle, vue dorsale du corps ; B : La même schématique ; C : Mâle, vue dorsale du corps montrant le dimorphisme sexuel qui se manifeste au niveau de la morphologie des poils ; D : Détail des poils du territoire *al*. Cette espèce, qui présente une mélanisation lacunaire, n'est pas affectée par la néotrichie sur les sclérites *L*, alors que les sclérites *D*, *M* et *P* sont le lieu d'une véritable explosion néotrichie.

Source : MNHN, Paris

trapus que les poils *Pm* qui se présentent comme dans l'espèce voisine. Il serait intéressant d'étudier l'inervation de ces groupes de poils. Elle matérialiserait probablement ces relations de dépendance et cette étude nous permettrait peut-être d'avoir une opinion sur la nature des poils impairs.

c) ***Relations spatiales et dimensionnelles des poils sur un territoire : notion de champ et de gradient de taille***

Les poils secondaires s'alignent le plus souvent en bordure des sclérites. Leur ensemble constitue ainsi grossièrement des alignements longitudinaux sur les sclérites *L* et transversaux sur les sclérites *M* et *P*. Sur l'aspidosoma, ils dessinent le plus souvent une couronne au niveau des territoires *Pp*.

Sur la plaque centro-dorsale D, leur disposition d'ensemble est certainement en rapport avec l'orientation des structures élémentaires que constituent les sclérites qui se sont associés pour former ce bouclier dorsal. Chez *Allocaeculus*, l'étalement des ***champs*** est dans un premier temps longitudinal alors qu'il est franchement transverse chez *Procaeculus* (fig. 79 A et B). Ce dernier montre des sillons qui soulignent le mouvement (fig. 76). Les alignements les plus remarquables de poils secondaires se rencontrent chez *Allocaeculus*. Ils sont fréquemment réguliers en bordure des sclérites postérieurs *M* et *P*, et *A. sclerodermatus* offre à ce propos, l'un des meilleurs exemples. *A. circinatus* n. sp. (fig. 80) est encore plus curieux. Les poils des territoires *a1*, *c1*, *a2*, et *b2* sont *implantés côte à côte, par rang de taille décroissante* d'avant en arrière et dans un alignement parfait. Ces poils longs et minces sont arqués parallèlement et rejetés vers l'arrière dans un même mouvement d'ensemble, ce qui donne un aspect houclé à l'animal. Si l'on étudiait l'ontogenèse de cette espèce, on constaterait très certainement que les poils les plus récents au cours du développement, sont à la fois les plus postérieurs et les moins longs. Nous avons constaté assez régulièrement dans les différents genres, que *les poils les plus récents étaient généralement plus courts que ceux qui les avaient précédés au cours de l'ontogenèse sur le même territoire*. Il s'établit donc sur chaque territoire, un gradient de taille qui conduit du poil primitif au dernier né des poils secondaires. C'est une *remarque importante* et fort utile car elle *peut permettre en suivant le gradient de taille, de rattacher des poils secondaires aux poils primitifs dont ils dépendent.* La question se posait dans les alignements transverses postérieurs d'*Allocaeculus* de savoir à quel poil l'on doit rattacher les poils secondaires qui apparaissent entre *d1* et *d2* d'une part, et *e1* et *e2* d'autre part. On aurait pu penser que cet espace se partageait entre les territoires des deux poils primitifs voisins. En fait, les gradients de taille nous montrent (fig. 79 A et fig. 62) que les poils secondaires de l'intervalle dépendent certainement du poil primitif antiaxial soit de *d1* et de *e1*. Nous avons schématisé ces relations de dépendance par des flèches sur la figure 79.

d) ***Développement et extension de la néotrichie***

Lorsque la néotrichie s'étoffe, les alignements de bordure, qui sont peut-être « saturés », se voient doublés par un groupe de poils secondaires qui apparaissent vers le centre du sclérite. C'est ce que l'on constate sur les sclérites *M* et *P*. Les groupes de poils paraxiaux des sclérites *L* ont peut-être une origine comparable à moins qu'ils ne se situent sur la bordure postérieure du sclérite élémentaire du segment.

La multiplication intense des poils secondaires s'accompagne parfois d'un phénomène qui *contribue à embrouiller la chétotaxie*. Dans une série néotriche, rangée selon le gradient de taille dont il est question, on remarque près du poil primitif, ou au milieu du rang, un poil qui se signale par sa taille et son implantation : c'est le plus petit de tous et son alignement est médiocre. S'agit-il d'une nouvelle poussée néotriche placée encore sous la dépendance du poil primitif? Ou bien, comme nous le supposons, est-ce que certains poils secondaires anciens deviendraient dans un second temps de nouveaux centres générateurs de poils néotriches?

À la suite de ces remarques et de ces hypothèses, *nous avons essayé de figurer* (fig. 79) chez les deux genres les plus affectés par le phénomène, *Allocaeculus* et *Procaeculus*, les *différents champs néotriches* en essayant de schématiser *la progression de la conquête* des sclérites par les poils secondaires. Le pointillé fin et clair correspond aux zones qui sont touchées plus rarement, et plus tard, alors que

Source : MNHN, Paris

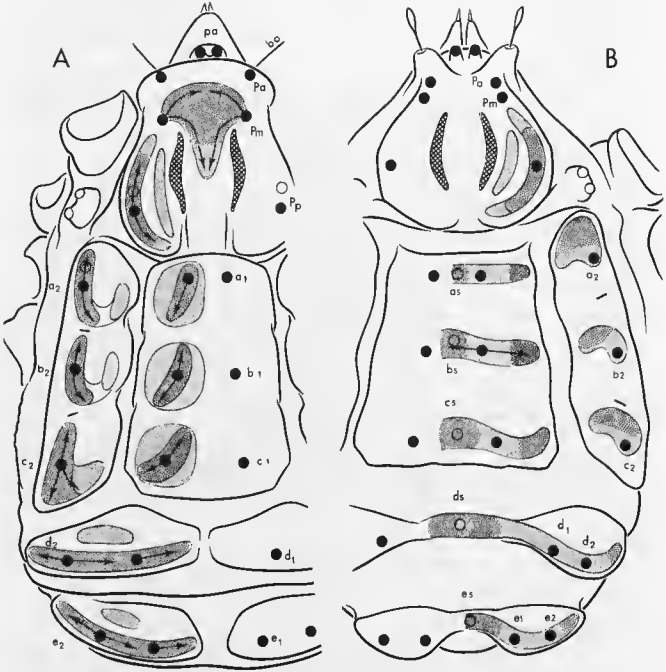


FIG. 79. — Représentation schématique des champs de néotrichie chez *Allocaeculus* (A) et *Procaeculus* (B). Les zones de faible néotrichie sont en fin pointillé alors que celles qui portent le plus souvent des poils néotriches sont couvertes de gros pointillés; les zones quadrillées crescentiformes de l'aspidosoma correspondent à des implantations musculaires. On notera que le territoire *Pm* ne porte pas de poils néotriches chez *Procaeculus*, alors qu'il en produit une gerbe chez *Allocaeculus*; les flèches matérialisent la progression des alignements néotriches chez *Allocaeculus* (A) et permettent de comparer le sens de l'extension des champs dans les deux genres.

Source : MNHN, Paris

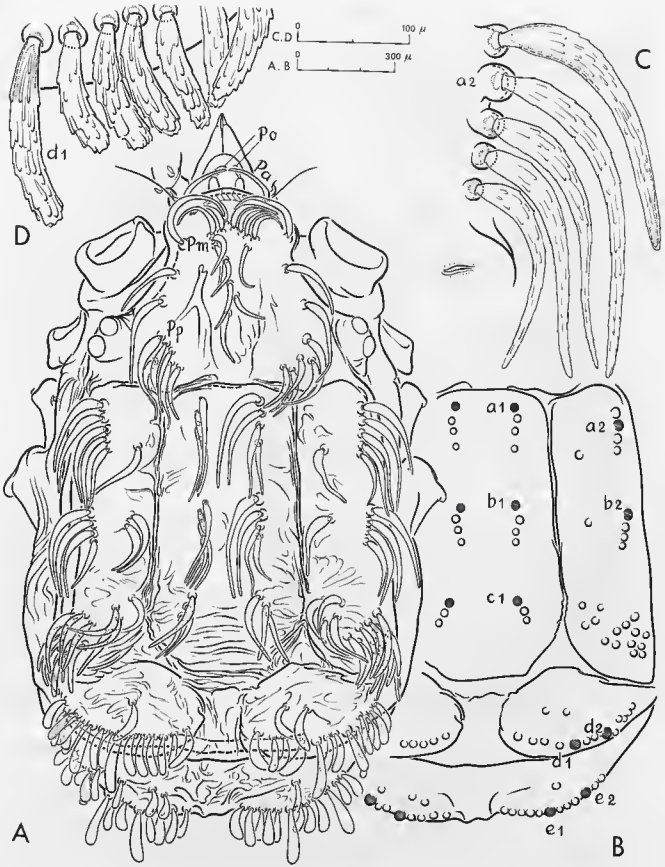


FIG. 80. — *Allocaeculus circinatus* n. sp., face dorsale. A : Aspect de l'animal; B : Schéma de la chétotaxie dorsale; C : Détail des poils du territoire *a 2*; D : Détail des poils du territoire *d1*.

Source : MNHN, Paris

le pointillé foncé recouvre les zones où la néotrichie est fréquente et précoce. Les flèches rendent compte de la progression.

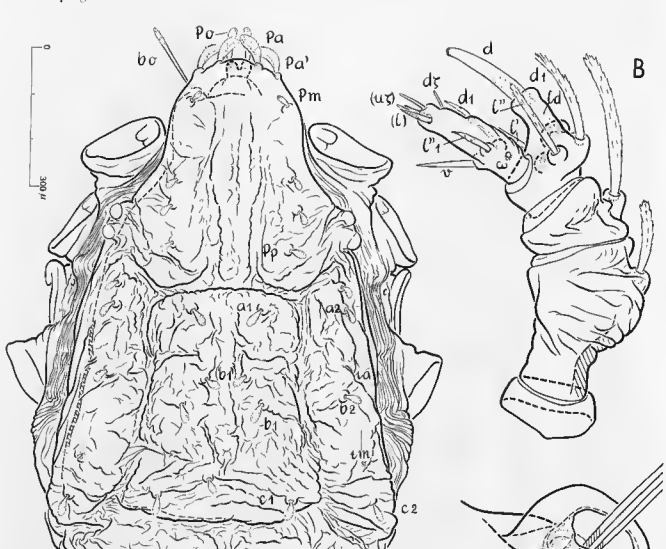


FIG. 81. – *Caeculus americanus* Banks 1899, cotype. A : Face dorsale du corps; B : Palpe gauche; C : Détail de la trichobothrie de l'aspidosoma. Cette espèce présente un début de néotrichie au niveau des poils *Pa*.

La comparaison des champs de néotrichie de ces deux genres attire quelques remarques :

— *Dans les deux genres, tous les poils dorsaux ne sont pas concernés par ce phénomène ; Po, bo, Pa* y échappent. Nous ne connaissons pas encore d'espèce dans laquelle le territoire *Po* donne lieu à des multiplications secondaires de poils. Les poils *bo* sont toujours bothridiques et constituent une paire très stable.

Source : MNHN, Paris

— De son côté, la paire *Pa* (fig. 81) engendre au contraire de courtes séries néotriches dans un groupe d'espèces d'Amérique du Nord appartenant au genre *Caeculus*. La figure 81 représente le spécimen type de l'une d'elles, *C. americanus* Banks 1899. Elle montre sur la bordure de la carène transversale antérieure, deux paires de poils arqués. Ceux-ci se trouvent sur le territoire de *Pa* et l'on reconnaît très bien, en arrière, la paire *Pm*, puis la série néotriche du territoire *Pp*. Cette néotrichie de *Pa* ne se limite pas à l'apport d'une paire supplémentaire. MULAIK a fait connaître en 1945 trois espèces, *C. dorotheae*, *C. tipus*, *C. valverdius*, sur lesquelles il a figuré un troisième poil antiaxial plus petit que les autres, le plus faible sans doute.

En progressant vers l'arrière, on rencontre sur l'aspidosoma, les territoires des poils *Pm* et *Pp*. Chez *Procaeculus*, le plus antérieur *Pm* ne possède que le poil primitif, alors qu'il est le théâtre d'une véritable explosion néotriche chez *Allocaeculus* où il constitue une abondante crinière sagittale. Cette crinière correspond à la pointe médiane d'un oméga renversé. Elle fait suite aux couronnes de bordure des territoires *Pp* et cette continuité est fort gênante lorsqu'on essaye de délimiter les territoires *Pm* et *Pp*. Les différences morphologiques qui affectent l'ensemble des poils du territoire *Pp* chez *A. hystrix* Lawrence et *A. kalahariensis* n. sp., nous permettent de supposer que le territoire *Pm* donne lieu à une prolifération de poils néotriches, dans la région qui est antérieure et paraxiale par rapport au poil primitif.

Les gerbes de poils secondaires des deux territoires de la paire *Pm* convergent au niveau de la ligne dorso-sagittale et se prolongent vers l'arrière dans la région médiane de l'opisthosoma. Ce groupe de poils contourne donc vers l'avant les dépressions qui correspondent à des implantations musculaires et s'insinue entre elles en se développant vers l'arrière.

Les territoires Pp offrent par contre, dans les deux genres, une certaine analogie quant au mode de progression de la néotrichie. Les poils secondaires s'ajoutent à la fois vers l'avant et vers l'arrière, et, chez les espèces ou les stases fortement néotriches, ils constituent une rangée supplémentaire plus paraxiale. Ceci n'est pas sans rappeler le développement de la néotrichie sur l'aspidosoma de *Bimichaelia diadema* (*Endeostigmatu*) (CRANDJEAN, 1942-43, p. 129). Dans un premier temps, les poils secondaires s'ajoutent aux six poils primitifs pour constituer un demi-cercle. Puis lorsque la néotrichie augmente, d'autres poils semblables apparaissent en dehors de ce diadème du côté paraxial, jamais de l'autre côté.

Nous avons déjà eu l'occasion à propos des poils impairs, de comparer les champs néotriches du sclérite centro-dorsal *D* chez ces deux genres. Chaque poil primitif semble « engendrer » des poils secondaires selon deux directions. Chez *Allocaeculus*, elles sont presque parallèles au plan sagittal, alors qu'elle lui sont perpendiculaires chez *Procaeculus*. *Nous supposons que les poils impairs se situent au niveau de l'affrontement des champs de la même paire et qu'ils ont alors une origine néotriche.*

Sur les sclérites latéraux *L*, les trois territoires sont nettement séparés par une lacune au niveau des lyrifissures *in* et *im*. La masse des poils néotriches dessine grossièrement un croissant, mais celui-ci est ouvert vers l'avant chez *Allocaeculus* et vers l'arrière au contraire chez *Procaeculus*. La différence n'est peut-être pas fondamentale. Il s'agit peut-être toujours d'une néotrichie de bordure dont la répartition est influencée par l'orientation des structures.

Les alignements transverses postérieurs nous montrent que les poils néotriches apparaissent surtout de part et d'autre des poils primitifs et très rarement dans leur intervalle, chez *Procaeculus*, contrairement à ce que l'on remarque chez *Allocaeculus*.

Conclusion

Les *Caeculidae* constituent un *excellent matériel pour l'étude de la néotrichie*, car ils offrent d'abondants exemples à divers degrés d'intensité qui conduisent de la sobriété des formes paléotriches à l'exubérance de la pléthotrichie.

Du point de vue de l'évolution, ce phénomène progressif offre un bon exemple de parallélisme entre ontogenèse et phylogenèse.

La néotrichie est avant tout une manifestation à caractère local pour l'action de laquelle le territoire du poil primitif constitue l'unité de base. Les *Caeculidae* nous en ont donné la preuve par de

Source : MNHN, Paris

nombreux exemples. On en connaît d'autres chez les *Endeostigmata* et chez quelques Oribates. On éprouve toujours une certaine surprise lorsque l'on constate ces caprices. L'exemple le plus étonnant vient de paraître récemment dans le premier ouvrage didactique consacré aux Acariens que nous devons à G. W. KRANTZ, « A manual of Acarology ». Il concerne une espèce vraisemblablement inédite de *Labidostomidae*. Rappelons que nous ne connaissons rien de plus monotone que la chétotaxie dorsale des *Labidostonuidae*. Sa sobriété, sa rigueur décourageraient les systématiciens si son tégument ne semblait sortir de la main de quelque habile orfèvre ! Or voilà que cette espèce présente de chaque côté, en arrière de la trichobothrie postérieure *bo. p*, une touffe de 8 ou 9 poils plus petits que les autres, aussi insolites que des favoris !

À l'intérieur de chaque territoire, il s'établit une hiérarchie souvent exprimée par un gradient de taille particulièrement remarquable dans les alignements, les poils secondaires plus récemment apparus étant les derniers et les plus petits dans chaque série néotriche.

Le développement de la néotrichie montre parfois une certaine coordination entre territoires voisins appartenant à un même sclérite. Ce phénomène est surtout vrai pour les sclérites transverses postérieurs *M* et *P* et, à un degré moindre, pour les sclérites latéraux *L*. L'intensité de la néotrichie et les particularités morphologiques des poils, montrent toutefois une certaine indépendance sur les sclérites *D* et sur l'aspidosoma. Cette indépendance n'est peut-être qu'apparente, car elle est parfois l'expression d'un ordre de priorité, les territoires les plus précocement atteints étant les plus riches.

Ces modalités qui expriment dans la chétotaxie la diversité des espèces apparaissent sous un jour capricieux, mais elles correspondent à la manifestation de mécanismes qu'éclaireraient peut-être une étude histo-physiologique de la morphogenèse des poils dans les territoires néotriches.

II – LA CHÉTOTAXIE DES APPENDICES

Avant d'aborder l'étude du développement de la chétotaxie des appendices, nous nous proposons de dégager les traits principaux de leur morphologie.

A – PRINCIPAUX TRAITS DE LA MORPHOLOGIE DES APPENDICES DES *CAECULIDAE*

1) LA SEGMENTATION

L'appendice d'un Acarien actinochitineux s'articule par l'intermédiaire de son article proximal à la *coxa* qui correspond le plus souvent à une saillie fixe de la région latéro-ventrale du corps. Il compte, selon GRANDJEAN (1932 – 142 – 1954 – 162), *sept articles primitifs qui sont dans le sens proximo-distal* : le ***trochanter***, le ***basifémur***, le ***télofémur***, le ***génual***, le ***tibia***, le ***tarse*** et l'***apotèle***. Certains de ces articles peuvent se voir secondairement subdivisés en ***faux articles*** qui *se reconnaissent à leur état passif*. Ils sont dépourvus de muscles propres. En fait, les pattes, les palpes et surtout les chélicères nous montrent au contraire des ***figures de coalescence*** plus ou moins étendues, avec la formation d'un ***tibiotarse*** ou fémoro-génual. Ce dernier article composé peut, dans le cas du palpe s'unir au trochanter (*Pseudotritia*, Oribates) voire même s'adjoindre le tibia (*Epilohmannia*, Oribates). Mais c'est dans la mandibule que ces phénomènes de coalescence atteignent le plus haut degré. Elle n'a jamais plus de trois articles et elle peut se réduire à un seul : l'apotèle.

Source : MNHN, Paris

Tous les auteurs ne reconnaissent pas les mêmes articles primitifs, et la divergence d'opinion concerne surtout l'apotèle et les fémurs. Certains considèrent par exemple que le télofémur et le basifémur correspondent aux deux parties d'un fémur initial qui se seraient séparées au niveau d'une flexion de la patte. En fait, il semble que la chétotaxie d'*un fémur unique soit la somme de deux chétotaxies indépendantes*, une télo-fémorale et une basi-fémorale, et que l'intégration des fémurs soit fréquente chez les formes évoluées et beaucoup plus rare au sein des groupes primitifs. Les arguments ne sont pas évidemment cruciaux, et les fossiles nous font cruellement défaut.

GRANDJEAN (1952 d) a choisi le mot d'***apotèle*** (ἀποτελέω, terminer) pour désigner d'une manière générale, l'article terminal d'un appendice primitif. Cet article qui correspond à l'*ambulacre* des pattes, est habituellement représenté sur ces appendices, par la ***griffe***. Il est *absent au palpe*; par contre GRANDJEAN (1947, 113, p. 321-324) a reconnu son *homologue dans le doigt mobile des chélicères*. Cette homologie qui n'est pas particulière aux Acariens a été signalée par VACHON chez les Scorpions, les Pseudoscorpions (1947) et confirmée par les études embryologiques de KASTNER chez les Araignées et les Pédipalpes (1952).

NICOLET avait bien compris dès 1855 que la griffe était un article terminal indépendant, mais cette opinion fut rejetée par MICHAEL (1833, p. 18), cet auteur considérant que la griffe était une partie du tarse. Or il s'agit bien d'un *article portant des poils modifiés, et mu par des muscles propres*. La brève étude qui suit achèvera de nous convaincre tout en nous apportant quelques précisions sur les formes qu'elle revêt chez les *Caeculidae*.

2) L'APOTÈLE PÉDIEUX DES *CAECULIDAE*

Cet article est fondamentalement constitué par une *pièce basilaire* (*bas*) qui porte des *ongles* (fig. 82).

La ***pièce basilaire*** qui est en chitine ectostracale représente le *vestige du corps de l'article terminal primitif*. Elle s'articule sur l'extrémité distale du tarse, et sa mobilité est assurée par deux tendons :

- le ***tendon supérieur*** *ts* qui correspond à un muscle logé dans le tarse ;
- le ***tendon inférieur*** *ti* nettement plus fort, qui traverse tout le tarse pour rejoindre son muscle dans le tibia.

La pièce basilaire est supportée par deux saillies pseudosymétriques internes de la falaise ectostracale de l'extrémité des tarses, les ***pièces condylophores*** *k. ph.* Leur sommet arrondi constitue un ***condyle*** *k* qui se loge, de chaque côté, dans une fossette ménagée dans la pièce basilaire, la ***cavité cotyloïde*** *cot*. Ces deux articulations pseudosymétriques constituent un axe autour duquel la pièce basilaire peut pivoter lorsqu'elle est sollicitée par une traction tangentielle de l'un ou l'autre des deux tendons. Le tendon inférieur est inséré au-delà du niveau de l'axe des condyles, et le tendon supérieur s'attache tout près de la base des ongles.

Cette pièce basilaire possède tous les caractères d'un corps articulaire qui serait particulièrement court. Cette taille réduite est une *conséquence des exigences de ses fonctions* au cours de la marche. Elle doit, avec le minimum d'encombrement *s'ajuster à des substrats d'inclinaisons diverses*. C'est une remarque d'ailleurs très générale qui dépasse largement le cadre des arthropodes.

Ce moignon d'article porte des poils particulièrement adaptés à leurs fonctions : les ***ongles***. Leur nombre primitif est de trois. Ces organes, dont l'axe actinopilineux s'illumine entre nicols croisés, nous montrent bien une racine raphanoïde qui rappelle absolument celle des poils ordinaires de bonne taille.

Cette description correspond donc, dans ses grandes lignes, à celle que GRANDJEAN a donnée de l'apotèle pédieux de *Camisia segnis* (Oribate) (1941 c).

Les particularités que nous allons souligner chez certains *Caeculidae*, concernent le nombre, la forme et les dimensions relatives des ongles.

Ils sont généralement arqués en faucille et leur couche externe, à peine distante de l'axe d'actinopiline, est parcourue par de fines rides obliques qui rappellent la nervation des frondes de fou-

Source : MNHN, Paris

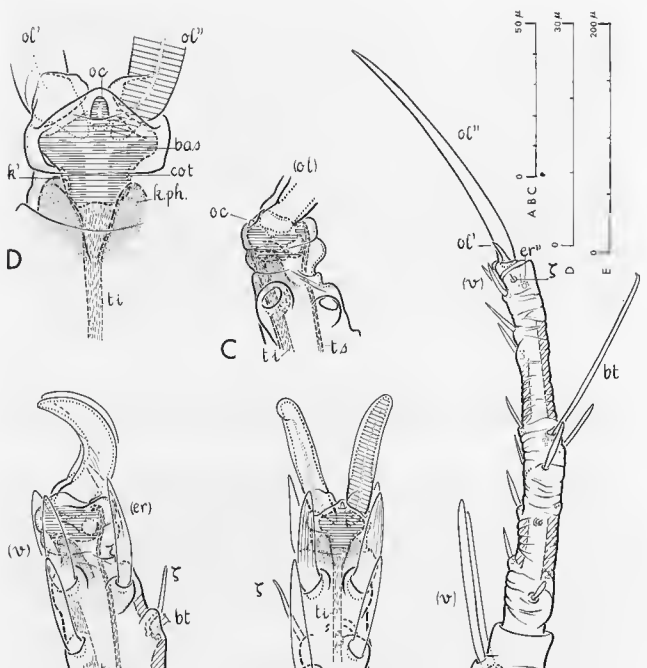


Fig. 82. — Apotèles et griffes des *Convultidae*. A : Extrémité du tarse et apotèle de la patte III gauche du type de *Procaerulus orchiliensis* (Muhlik et Allerol) 1951. A : Vue de la face seconde ; B : Vue ventrale ; C : Vue de la face prime, les poils ayant été supprimés afin de permettre de montrer le corps basilaire et son articulation ; D : Détail en vue ventrale montrant l'implantation des ongles, l'articulation du corps basilaire et sa morphologie ; on notera le caractère vestigial de l'ongle ventral ; E : Tarse et apotèle de la patte IV droite vue par sa face prime de *Myrmaerulus miculeae* n. sp. ; on notera l'hétérotrichie et la longueur démesurée de l'ongle *ol"* ; *bas*, corps basilaire ; *cot*, cavité cotyloïde ; *k'*, condyle de la face prime ; *k. ph.* rondyliophore ; *ol' ol"* ongles latéraux ; *oc*, ongle ventral ; *ti*, tendon inférieur ; *ts*, tendon supérieur.

Source : MNHN, Paris

gères (fig. 8 G). *Leur taille va en croissant légèrement des pattes antérieures aux pattes postérieures.* Chez *Microcaeculus nicoleae* n. sp., l'ongle *ol'* atteint même des dimensions extravagantes puisque sa longueur est égale aux trois quarts de celle du tarse.

Le nombre primitif d'ongles semble être de trois. Il est régulièrement réalisé dans le genre *Caeculus* qui montre (fig. 90) deux ongles latéraux bien développés encadrant un *ongle central oc* beaucoup plus court. Ce dernier est *le plus faible*. Il n'existe pas chez la larve, et apparaît à la protonymphe. Suivant une règle assez générale, l'ongle central de la patte IV subit un développement parallèle avec une stase de retard. Les trois premières pattes sont donc tridactyles dès la protonymphe, la quatrième l'étant à partir de la deutonymphe (fig. 88 D et E).

Les espèces regroupées dans le genre *Procaeculus* possèdent généralement deux ongles sensiblement égaux qui correspondent aux ongles latéraux *ol' ol''* d'une griffe tridactyle comme nous le démontre la présence d'un *ongle central vestigial oc chez P. orchidicolis* (Mulaik et Allred) 1954. Les figures 82 A-D, ont été précisément réalisées au cours de l'étude du type de cette espèce. Le minuscule mamelon qui se devine sur le profil (fig. 82 C) et que l'on discerne en vue ventrale (fig. 82 8), en avant de la base des ongles latéraux, n'est autre que le vestige de cet ongle central qui a disparu dans la plupart des espèces du genre *Procaeculus*. L'examen entre nicols croisés ne laisse aucun doute sur sa nature et à un fort grossissement (fig. 82 D), il offre bien l'aspect d'un poil amoindri.

La disparition récente de l'ongle central dans le genre Procaeculus, est peut-être à mettre en parallèle avec l'égalité des ongles latéraux qu'on ne retrouve pas au sein des autres genres bidactyles chez lesquels l'***hétéronychie*** est très marquée. Les exemples de telles griffes sont assez nombreux dans cet ouvrage. Nous renvoyons plus particulièrement le lecteur à la figure 8 G, qui montre les ongles d'une patte IV d'*Allocaeculus catalanus*.

Chez toutes les espèces que nous avons observées, *l'ongle le plus court à toutes les pattes est toujours ol'*. L'hétéronychie la plus accentuée se manifeste à la patte IV de *Microcaeculus nicoleae* n. sp. (fig. 82 E) *ol'* étant dix fois plus long que *ol''*.

3) ASPECT GÉNÉRAL DES APPENDICES

Leur ***coloration*** est généralement *beaucoup plus accentuée que celle du corps*. Chez *Allocaeculus* et *Neocaeculus*, le tégument des pattes est extrêmement mélanisé, elles sont noir de poix. Par contre, dans le genre *Procaeculus*, elles sont testacé-clair, à peine plus foncées que le corps, ce qui contribue à donner à ces *Caeculidae*, un aspect particulier. Les pattes franchement claires sont l'exception. On les remarque chez *Microcaeculus nicoleae* n. sp. qui est une espèce ivoire et acajou, dont la finesse des tonalités est assez inattendue au sein de ce groupe de monstres préhistoriques.

Cette qualification, qui n'est pas exagérée, est précisément inspirée par l'***aspect des pattes*** et plus particulièrement par celui des P I qui constituent un *appareil de capture* dont il sera question ultérieurement. Les articles portent des rangées de verrues sur lesquelles sont implantés des poils, l'ensemble ayant cet aspect de rateau qui justifie l'*appellation de « rake legged mites »* des auteurs anglo-saxons.

Dans la plupart des espèces, ce sont les P I qui sont les plus longues, les P II étant les plus courtes. Par ordre de taille décroissante, on a la succession :

P I, P IV, P III, P II.

— Les espèces appartenant au *genre Calocaeculus* se singularisent par la longueur *inacoutumée de leur deux dernières paires de pattes*. L'énumération devient alors :

P IV, P III, P I, P II.

Nous n'avons jamais eu l'occasion d'observer ces animaux sud-africains vivants. Il s'agit peut être là d'une adaptation à la course. Le tarse est grêle, flexueux et ridé transversalement.

— *D'autres formes au contraire montrent un raccourcissement très net des pattes qui semble en rapport avec un habitat sabulicole. Microcaeculus sabulicola* et *M. franzi* en sont de bons exemples

Source : MNHN, Paris

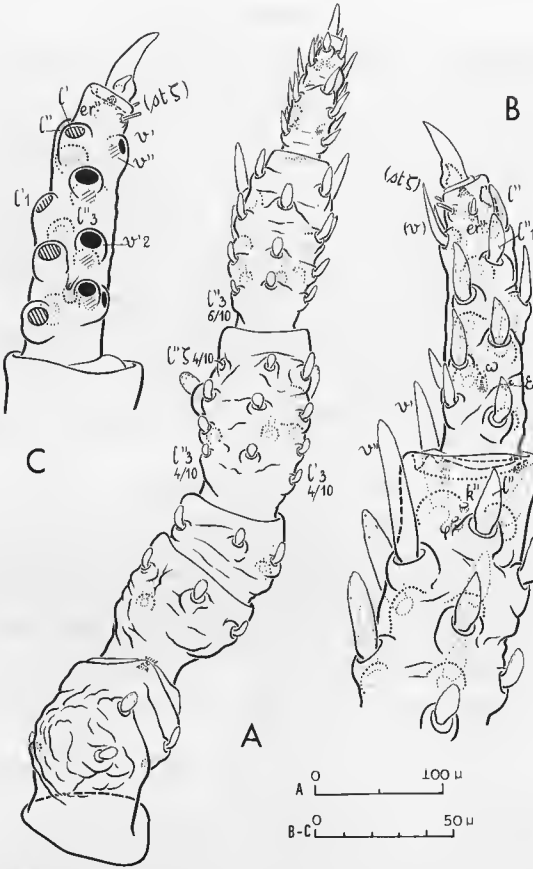


FIG. 83. — *Microcaeculus franzi* Coineau 1968. Mâle. A : Patte I gauche en vue dorsale ; B : Même patte, détail de la face seconde des articles distaux ; C : Vue de la face prime de la même patte, les alignements y étant indiqués d'une façon semi-schématique ; on remarquera la morphologie des articles et des poils de cette forme sabulicole de Corse : ils sont courts et trapus (d'après COINEAU, 1968, fig. 3).

Source : MNHN, Paris

(fig. 83) ; comparés à *Microcaeculus hispanicus* (fig. 91), les articles et leurs poils sont considérablement plus trapus et plus ramassés. On peut faire cette même comparaison entre deux espèces australiennes, *Neocaeculus knoepffleri* Coineau et Enns 1969 et *Neocaeculus bornemisszai* Coineau et Enns 1969. La première ayant été récoltée dans une litière sur sol argileux, alors que la seconde vivait également dans une litière, mais sur du sable. Il faudrait évidemment faire d'autres récoltes.

– Il existe enfin, dans les déserts sud-africains, deux espèces très voisines l'une et l'autre *Sclerocaeculus namibensis* (Piffl) n. gen. et *S. deserticolus* (Lawrence) 1939, dont les pattes sont particulièrement courtes, mais il se peut que cela ne soit pas en rapport avec le milieu sabulicole, car nous manquons de précision sur leur habitat. Ce qui est en fait le plus remarquable, c'est la *compression latérale des pattes IV* qui se manifeste surtout au niveau des tibias (fig. 84 B et C). Les *faces paraxiales* de ces pattes sont pratiquement *dépourvues de poils* et elles s'appliquent étroitement contre les parois latéro-ventrale de l'opisthosoma. On pourrait presque parler de coaptation. Tous les spécimens de *S. deserticolus* que nous avons observés étaient des types conservés en alcool. Ces animaux repliés sur eux-mêmes avec les pattes ramenées contre le corps étaient enrobés d'une forte couche de cérotégument. Cette substance était très abondante sur les faces externes des pattes, alors qu'on la remarquait à peine sur leur côté interne. Cette forme globuleuse ramassée, constitue probablement avec la forte scléritisation du corps et l'abondance du cérotégument, un ensemble de caractères adaptés aux conditions de sécheresse particulièrement sévère qui sévissent dans ces régions désertiques. Cette tendance à la *protection* se manifeste également chez cette espèce *au niveau des articulations* (fig. 84 B et C). La région distale des articles, développe autour de l'articulation une expansion laminiforme qui constitue ce que GRANDJEAN a nommé une ***manchette***. Ces formations protègent vraisemblablement la membrane articulaire.

Le palpe est un *appendice court, noueux, dépourvu d'apotèle*. La fonction habituelle de cet article terminal des pattes est ici assuré par l'***ongle tibial*** (= *dent tibiale*) qui est un gros poil fort, légèrement arqué, pourvu d'une extrémité muriquée et qui se trouve au bout de la saillie antéro-dorsale du tibia (fig. 85 A).

Chez les larves, le nombre des articles est de 4. Nous avons observé que *la séparation du fémur et du génual peut s'effectuer d'une manière plus ou moins précoce, au cours du développement.* Elle est effectuée chez *Allocaeculus catalanus* dès la deutonymphe (COINEAU, 1964, p. 35), certains adultes présentant encore un fémoro-génual. Cette coalescence est enfin toujours de règle chez l'adulte de *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967 (COINEAU, 1967, p. 68) et de *Procaeculus aitkeni* (COINEAU 1969, p. 61).

Le fémoro-génual est subcylindrique et allongé dans les espèces du genre *Procaeculus* chez lesquelles les palpes offrent de ce fait une gracilité qui contraste avec l'aspect noueux et ramassé qu'on connaît de cet appendice, dans les genres *Microcaeculus, Allocaeculus, Caeculus*. Chez *Neocaeculus*, il est moins comprimé latéralement que dans les trois derniers genres et relativement large en vue dorsale.

B – DÉVELOPPEMENT DE LA CHÉTOTAXIE SUR LES APPENDICES

1) MÉTHODES D'ÉTUDES – DÉFINITION ET MODE DE NOTATION

Les appendices doivent être avant tout *détachés* d'un animal vidé de sa substance par l'action de l'acide lactique, et *convenablement éclairci* avec l'aide éventuelle d'un mélange oxydant. La patte étant placée dans une lame creuse, on doit procéder à son *orientation d'une façon méticuleuse*. Malheureusement, la forme de la patte est rarement celle d'un cylindre parfait. Ses structures ont le plus souvent subi des torsions diverses et même au sein d'un article, les alignements des poils ne suivent pas rigoureusement des génératrices.

L'examen qui convient le mieux pour les pattes des Caeculidae est la vue dorsale. Nous avons choisi comme orientation moyenne de référence pour les *dessins d'ensemble*, l'orientation dorsale du tibia et du génual, qui sont des articles de la région moyenne, offrant chez ces animaux, une forme sub-

Source : MNHN, Paris

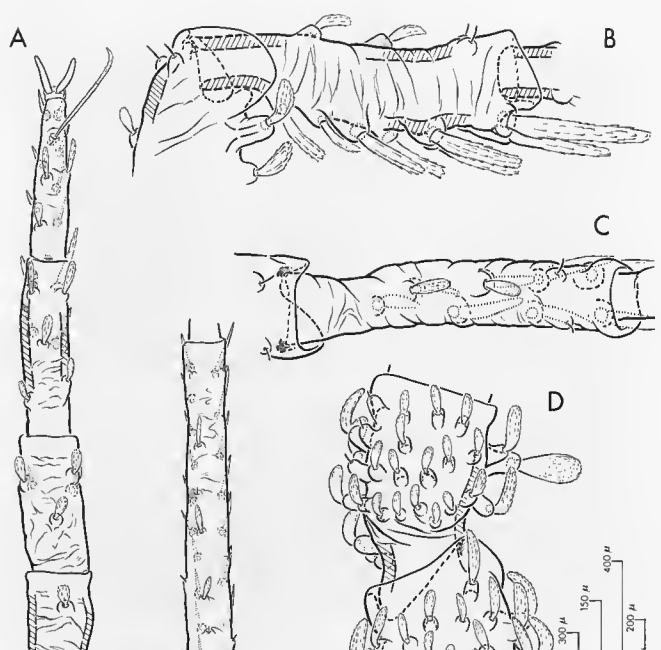


Fig. 84. — A : *Caeculus echinipes*, quatrième patte de la protonymphe montrant la dénudation protonymphale; B : Détail de la patte IV gauche, au niveau du tibia de *Sclerocaeculus deserticolus* (Lawrence R. F.) 1939 n. gen., cotype, vu par sa face prime; C : La même en vue dorsale; ces deux figures présentent un exemple de protection des articulations par une collerette textiforme échauerée, la *manchette*; D : Articles proximaux en vue dorsale de la patte 1 gauche de *Neocaeculus lawrencei* n. sp. qui montre peut-être une néotrichie, à moins que cet apparent désordre soit le fait du manque de place; E : Tibia IV gauche d'un adulte de *Caloxaeculus lawrencei* n. gen. n. sp. qui présente des soies particulièrement nombreuses à la face ventrale, 8 poils *v* et 11 poils *v'*; il s'agit probablement d'une néotrichie.

Source : MNHN, Paris

cylindrique assez régulière. Un *article étudié isolément* est par contre orienté pour lui-même, sauf lorsque c'est un détail plus grossi. En fait, il ne s'agit pas de réaliser une disposition classique mais de placer l'objet selon une orientation bien définie que l'on peut réaliser à nouveau avec précision sur un autre matériel en vue d'une comparaison.

La forme tourmentée du palpe ne permet pas de le traiter comme les pattes. Les dessins que nous en donnons sont généralement des vues de la face paraxiale, l'orientation latérale pouvant être de deux types :

— celle qu'il a dans une observation du corps en vue latérale et qui nous donne son port naturel (fig. 85 B).

— l'orientation moyenne latérale du palpe isolé, réalisée sur le tibia et le génual. Dans ce dernier cas, cet appendice ne nous offre pas son aspect normal car il présente à la fois une concavité ventrale et paraxiale, cette dernière étant aplatie lors du calage sous la lamelle. Ceci explique le télescopage antiaxial que l'on remarque souvent au niveau de l'articulation tibio-génuale.

Nous avons dit précédemment que *les appendices de l'Acarien primitif étaient très certainement semblables*. La chétotaxie des pattes d'*Anystis* (GRANDJEAN, 1943 c, p. 51) est un bon exemple de cette disposition primitive. *Une hypothèse assez comparable peut être faite à propos des différents articles d'une même patte*, des analogies évidentes subsistant entre les articles de la région moyenne (tibia, génual).

L'examen d'un tibia de Caeculidae nous montre un nombre modéré de poils qui constituent des rangées. Les poils de chacune de ces files, sont implantés selon une génératrice de la portion de cylindre à laquelle on peut grossièrement assimiler l'article. *Au cours de l'ontogenèse, ils apparaissent successivement les uns derrière les autres*, les plus récents occupant la position la plus proximale. Une telle file de poils constitue une ***suite*** (GRANDJEAN 1941-43, p. 103). Le poil le plus antérieur est le ***chef de file*** ou ***poil capital***. Chaque suite se situe selon un alignement. On peut en reconnaître 5 chez les *Caeculidae*, un dorsal impair *d*, une paire d'alignement latéro-dorsaux *l'* et *l''*, enfin une paire latéro-ventrale *v'* et *v''*. Le terme d'alignement concerne aussi bien un poil isolé qu'une suite de plusieurs. Si l'on considère l'ensemble des poils des différents alignements, on remarque que leur *répartition régulière* parallèlement à l'axe d'allongement de l'article, *conduit à un regroupement alors transversal en* ***verticilles***. Dans les cas les plus favorables, on voit les verticilles s'ajouter dans la région proximale, les uns derrière les autres au cours de l'ontogenèse. Les comparaisons de différentes espèces montrent également que les verticilles constituent de véritables unités évolutives (GRANDJEAN, 1941 a, p. 47 ; 1947 c, p. 67). *Tout se passe comme si à chaque stase, un anneau simple primitif ou secondaire porteur d'un verticille de poils s'ajoutait dans la région proximale de l'article.*

Cette organisation fondamentale est probablement proche de la vérité, et elle a le mérite de nous servir de fil directeur car les *phénomènes ne sont pas aussi simples*.

L'addition régulière au cours de l'ontogenèse des nouveaux poils dans la région proximale à la suite des précédents, conduit implicitement à considérer, que dans une file, il existe un poil qui est le plus antérieur, et le plus précoce de tous, le chef de file ou ***poil capital***. Cette notion exposée par GRANDJEAN à propos des *Endeostigmata* (1943, p. 103) fut révisée par ce même auteur à la suite de son étude sur *Anystis* (1943 d, p. 69).

Comme nous allons le voir, les Caeculidae montrent que le problème est beaucoup plus complexe. On constatera que *la régression peut frapper non seulement les poils les plus proximaux des files, mais aussi les poils moyens, et même les poils capitaux*. D'autre part l'ordre d'apparition dans une file peut être au contraire basi-distal. Mais ce n'est pas tout. *Il faut également tenir compte des* ***déplacements relatifs*** des poils. Les poils de chaque verticille constituent en dehors du poil dorsal, deux *paires* pseudosymétriques *l'*, *l''*, *v'*, *v''* *qui ont originellement les mêmes coordonnées longitudinales*. Leur ensemble *constitue* un ***verticille réel***. Lorsqu'un poil disparaît dans une file, le vide créé « attire » le poil suivant qui se décale vers l'avant par rapport à son pseudosymétrique sans changer d'alignement. La paire de poil est alors ***disjointe***, la ***disjonction*** étant ***para*** ou ***anti*** selon que le poil qui s'est avancé est *para* ou *anti*. On peut de la même manière considérer des ***disjonctions prime*** ou ***seconde***. Le jeu des disparitions et des disjonctions introduit une certaine anarchie dans la distribution longitudinale des

Source : MNHN, Paris

poils des verticilles, ce qui conduit à considérer leur projection sur un plan perpendiculaire à l'axe de l'article. *Un tel verticille artificiel et composite est qualifié de* ***verticille d'alignement.***

Le déplacement relatif des poils est moins fréquent transversalement, mais il existe et se manifeste assez régulièrement au sein des *Caeculidae* ; chez les poils qui acquièrent le caractère eupathidique, le déplacement se fait toujours vers la face ventrale. Lorsqu'un poil d'une paire ***s'abaisse*** par rapport à l'autre, la ***paire*** est dite ***basculée***. Il y a des ***basculements prime*** et ***seconde*** et, fréquem-

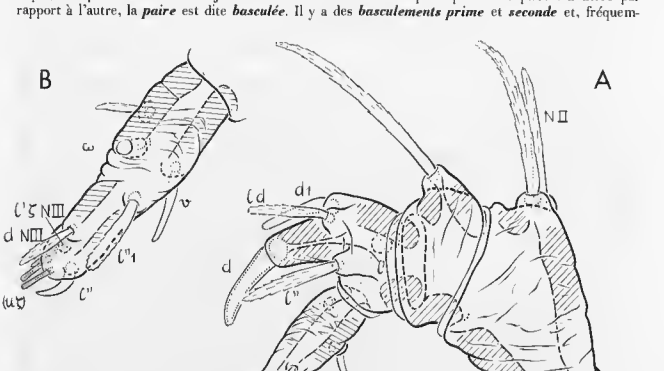


FIG. 85. — Palpe gauche de *Caeculus echinipes* vu par sa face seconde. A : Vue d'ensemble ; B : Détail du tarse d'un autre palpe gauche avec une légère modification de l'orientation.

ment chez ces Acariens, le déplacement concerne à la fois les deux poils d'une même paire ; nous proposons donc de dire en pareil cas que la paire est ***abaissée***. Nous le constaterons régulièrement pour les poils (*l3*) des tibias et des génuaux qui, lorsqu'ils sont eupathidiques, paraissent appartenir à un alignement nouveau qui serait franchement latéral alors qu'ils sont originellement latéro-dorsaux. *L'abaissement peut enfin affecter l'ensemble d'un alignement* avec un gradient distalo-basal, il y a ***distortion***. Nous reviendrons sur ces phénomènes ultérieurement.

Nous voici donc loin de la succession bien ordonnée des verticilles, et c'est face à ces bouleversements divers qu'il nous faut poser le ***problème de la notation***. L'idéal consisterait évidemment à donner un système de notation tenant compte de la chétotaxie primitive des *Caeculidae*, et de son évolution. Une telle notation ne peut être pour l'instant qu'entrevue. L'étude de diverses séries d'immatures et d'adultes est encore nécessaire pour que l'on voie se dessiner le portrait robot du *Caeculidae* primitif, tant est qu'on puisse y parvenir. *Faute de pouvoir donner une* ***notation phylogénétique,*** *nous proposons une* ***notation ontogénétique*** qui rend compte de l'appartenance du poil à un alignement, ainsi que de son numéro d'ordre au sein de la rangée, de sa date d'apparition et de différenciation, si ce poil

Source : MNHN, Paris

devient eupathidique au cours de l'ontogenèse. Dans une suite para latéro-dorsale *l'* par exemple, le poil capital est désigné par *l'* celui qui est situé immédiatement derrière *l'1*, puis *l'2... l'3 N III ζ Ad*, signifie que ce poil est le troisième après *l'*, qu'il est apparu à la tritonymphe et qu'il a acquis la différenciation eupathidique à la stase adulte. Lorsqu'on se trouve dans l'impossibilité de donner un numéro d'ordre, ou de rattacher le poil à un alignement défini, mais s'il est tout de même idionymique, on le dote du sigle de sa stase d'apparition.

Lors de publications précédentes, nous avons donné le développement de la chétotaxie de 4 espèces appartenant à des genres différents : *Allocaeculus catalanus* Franz 1954 (COINEAU 1964), *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952 (COINEAU 1966), *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967, *Neocaeculus knoepffleri* Coineau et Enns 1969, et nous avons fait quelques remarques à propos de la chétotaxie des espèces du genre *Procaeculus* (COINEAU 1967 et 1969) et *Microcaeculus* (COINEAU 1968 et 1969). Le développement du genre *Caeculus* qui n'a pas encore fait l'objet d'une telle étude sera rapidement envisagé à travers le développement de *Caeculus echinipes*. Des comparaisons nous permettront de souligner quelques points essentiels dont il faudra tenir compte pour établir les bases d'une notation à caractère onto-phylogénétique.

2) LE PALPE

Sa chétotaxie est assez simple. Le ***trochanter*** est, chez toutes les espèces que nous avons étudiées, un article court, *constamment glabre*. Le second article correspond au ***fémur*** qui peut, comme nous l'avons indiqué précédemment s'associer au génual pour constituer un fémoro-génual. On reconnaît de toute manière dans les différents genres examinés, *un grand poil antérieur dorsal* nettement plus allongé que les autres et qui est le poil dorsal *unique du génual*. Viennent ensuite dans la région proximale, les poils fémoraux. Il y en a toujours un à la larve. Il en apparaît à sa suite un autre à la deutonymphe, et le développement en reste là chez *Caeculus echinipes* (fig. 85 A) et *Neocaeculus luxtoni* (Coineau 1967, fig. 7 A). Chez *Allocaeculus catalanus* (fig. 86) et *Microcaeculus hispanicus* (fig. 87), le fémur continuera à s'enrichir d'un poil à chaque stase, l'adulte en possédant 4. Nous ne connaissons pas de cas intermédiaires, mais il n'est pas impossible que du point de vue évolutif, ces poils aient un comportement ***eustasique***.

Le tibia présente dans tous les genres une *énorme protubérance antéro-dorsale, sur laquelle* se trouvent rassemblés tous les poils. Le plus remarquable d'entre eux, est sans conteste le *gros calcar d* que l'on nomme ***ongle tibial*** ou ***dent tibiale***. Un poil semblable latéro-dorsal *ld* est situé légèrement en arrière. À son niveau, mais en position nettement latérale, on note une paire grossièrement pseudo-symétrique de poils d'aspect ordinaires *l'* et *l''*.

Cet ensemble *d*, *ld*, *l'* et *l''* *constitue la chétotaxie des palpes larvaires* que nous avons étudiés, et elle ne se modifie pas jusqu'à l'adulte dans un certain nombre d'espèces appartenant à des genres différents : *Microcaeculus hispanicus*, *M. franzi* (Coineau 1968, fig. 4 A), *M. sabulicola* Fr. (Coineau 1969, fig. 3 B). *Procaeculus bryani* Jacot 1936 (Coineau 1967, fig. 3 C), *P. willmanni* Vitzthum 1943 (Coineau 1969, fig. 2 B).

Au cours du développement, on voit apparaître chez certaines espèces un poil dorsal dl, le plus faible des poils tibiaux. Chez *Caeculus echinipes*, il apparaît à la tritonymphe et chez *Neocaeculus luxtoni* (Coineau 1967, fig. 7 A) et *N. knoepffleri* (Coineau et Enns 1969, fig. 1 B) nous avons noté son apparition à la deutonymphe.

Le tarse est l'article le plus riche en phanères. Il possède *un solénidion* en face dorso-proximale, parfois antilatéral. Il manquait, et c'est tout à fait exceptionnel, sur le palpe que nous avons figuré en entier (fig. 85 A). Le détail du tarse correspond à un autre spécimen et pour éviter des chevauchements confus, nous l'avons figuré en vue anti latéro-dorsale, les poils *l'*, *l''* et *v* constituant de bons repères pour comparer les deux orientations.

Dès la larve, toutes les espèces étudiées présentent deux eupathidies ultimales u', *u''*, qui forment une paire apicale frappée d'une légère disjonction para. Cette paire qui se trouvait de chaque côté de l'apotèle avant qu'il disparaisse est homologue de la paire prorale *p' p''* d'eupathidies pédieuses lar-

Source : MNHN, Paris

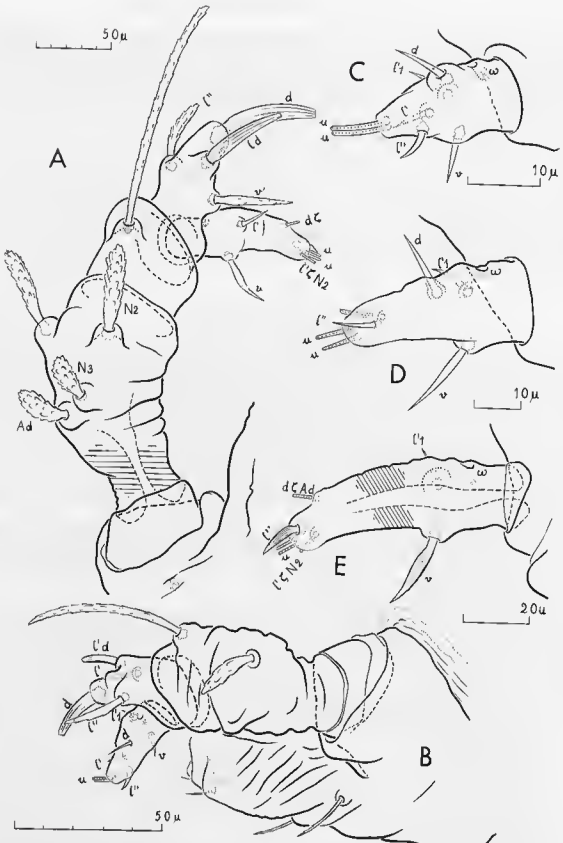


FIG. 86. — Le palpe d'*Allocaeculus catalanus* Franz 1954. A : Palpe gauche de l'adulte vu dans l'orientation dorsale de l'animal; B : Palpe gauche de la protonymphe vu dans l'orientation latérale de l'animal; C, D, E : Détails des tarses palpiens gauches en vue antilatérale : C, larve; D, deutonymphe; E, adulte (d'après COINEAU, 1964, fig 5).

Source : MNHN, Paris

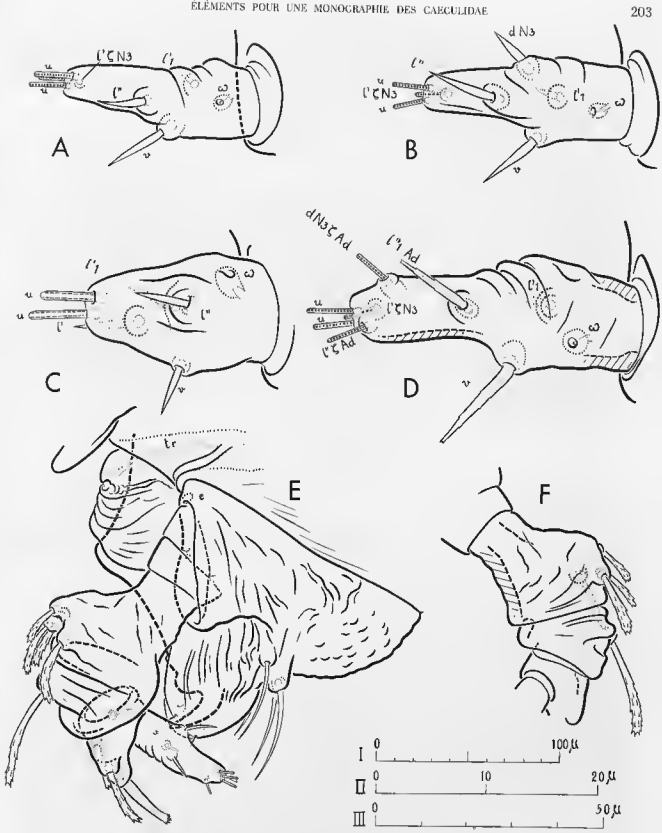


FIG. 87. — Le palpe de *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952. A, B : Tarses du palpe gauche de deux tritonymphes en vue antiaxiale; C : Tarse du palpe gauche larvaire; D : Tarse du palpe gauche d'un adulte; E : Palpe gauche tétra-articulé d'un adulte; F : Palpe droit penta-articulé du même animal. Échelle : I (E, F), II (C), III (A, B, C) (d'après COINEAU, 1966, fig. 6).

3 564 022 6

Source : MNHN, Paris

vaires. Celles-ci existent aux tarses I et II des *Caeculidae* (nous les notons *st' st''*) et aux trois premiers tarses chez *Anystis* CRANDJEAN (1947 c, p. 88) alors qu'elles ne subsistent généralement qu'aux tarses I de la plupart des Acariens actinochitineux.

Vers le milieu de l'article, on note deux paires dont la pseudosymétrie n'est pas très satisfaisante (*l*) et (*l1*). Enfin le tarse possède un poil ventral *v*.

La formule est donc :

$$u'\ u''\text{, } l'\ l''\text{, } v\text{, } l'1\ l''1$$

Ce dernier, *l''1*, n'apparaît qu'à l'adulte chez *Microcaeculus hispanicus* (fig. 87 D) et n'existe pas chez *Allocaeculus catalanus* (fig. 86 E).

Cette espèce, ainsi que *Neocaeculus luxtoni*, possède par contre dès la larve un poil dorsal *d* qu'on ne voit apparaître qu'à la tritonymphe chez *Caeculus echinipes* et *Microcaeculus hispanicus*. Ce poil n'existe pas chez l'adulte de *M. franzi*, bien connu pour les caractères régressifs de sa chétotaxie.

Les poils d et l'' sont donc les plus faibles, mais chez *Neocaeculus* et *Allocaeculus*, *d* existe et *l''1* est absent alors que l'on constate la situation inverse chez *Microcaeculus* et *Caeculus*. Doit-on s'en étonner ? Nous pensons au contraire qu'il s'agit peut-être là d'un minuscule détail fournissant un argument supplémentaire pour rapprocher les genres *Allocaeculus* et *Neocaeculus*.

Au cours du développement, certains poils acquièrent le caractère eupathidique ; l' est le plus précoce d'entr'eux, il devient eupathidique dès la deutonymphe chez *Allocaeculus catalanus*, et à la tritonymphe chez *Neocaeculus luxtoni*, ou seulement chez l'adulte comme chez *Allocaeculus catalanus*. Le poil *l''* peut devenir eupathidique à la stase adulte comme chez *M. hispanicus*, ou prendre l'aspect des poils (*er*) des pattes, comme on peut le voir chez *Allocaeculus catalanus* (fig. 86 E) et chez *Caeculus echinipes* (fig. 85 B).

L'ordre de priorité pour la différenciation eupathidique est donc (*u''*, *u'*), *l'*, *d*, *l''*.

3) LES PATTES

a) *La chétotaxie larvaire*

Elle est très homogène dans toute la famille. Nous allons envisager successivement les différents articles dans le sens basidistal et antéro-postérieur. Nous comparerons quatre espèces appartenant à 4 genres :

Allocaeculus catalanus Franz 1954 ;
Microcaeculus hispanicus Franz 1952 ;
Neocaeculus luxtoni Coineau 1967 ;
Caeculus echinipes Dufour 1832.

Les trois premiers ayant fait l'objet d'études antérieures (COINEAU 1964 – 1966 – 1967).

— ***Le trochanter*** est un article court et *glabre* à toutes les pattes et dans toutes les espèces.

— ***Les fémurs*** *sont coalescents* à toutes les pattes et dans toutes les espèces étudiées. La région basifémorale porte un seul poil *v''*. Les autres sont situés dans la partie télofémorale. Ils sont au nombre de 4 à toutes les pattes chez les quatre espèces : *d*, *l'*, *l''*, *v'*.

— ***Le génual*** présente à toutes les pattes et dans tous les cas étudiés, une paire (*l'*) et une paire (*v*). Les différences concernent l'alignement dorsal. Nous consacrerons un chapitre à l'évolution particulière du poil *d*, du génual. Il est amoindri aux P I et P II et absent à la P III, ceci chez les 4 espèces considérées. Il existe en outre un poil *d1* aux trois paires de pattes, sauf chez *Caeculus echinipes*.

— ***Le tibia***, possède deux verticilles complets *d* (*l*) (*v*) à la première patte dans la mesure où l'on assimile le poil vestigial *k''* à un poil *d*. Ce poil enfoui est absent dans les quatre espèces aux P II et P III.

— ***Les tarses,*** présentent des poils particuliers qui ne subsistent qu'aux P I et aux P II.

Source : MNHN, Paris

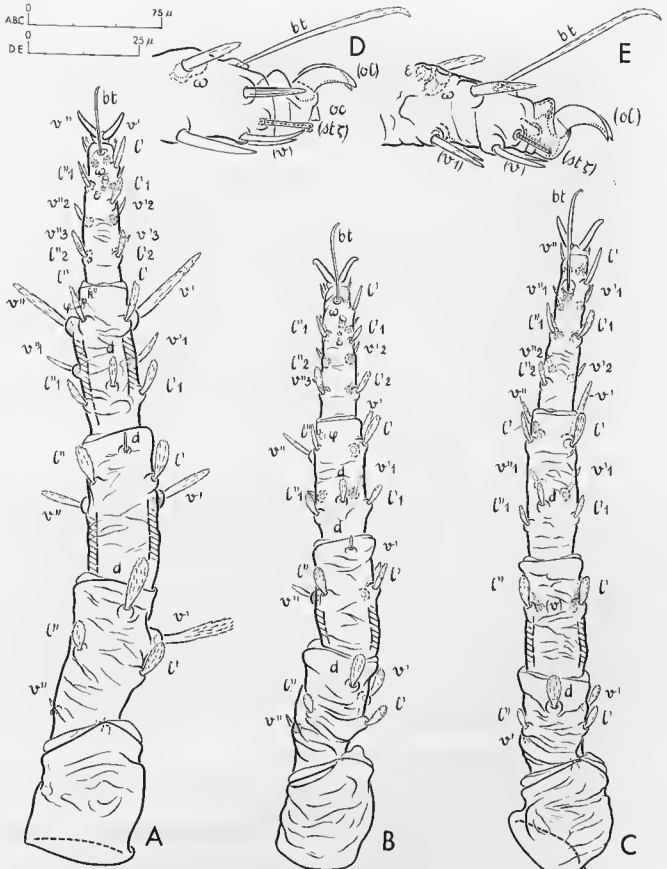


FIG. 88. — Les pattes de la larve de *Caecilius echinipes* Dufour 1832. A : Vue dorsale des trois paires de pattes, A, P I ; B : P II ; C : P III ; vue latérale de l'extrémité distale de la patte I ; D, de la protonymphe montrant l'ongle central qui n'existe pas chez la larve E.

Source : MNHN, Paris

– *Le famulus* enfoui, qui occupe le plus souvent une position dorsale, dont il peut s'écarter pour être au plus para-latéro-dorsal comme chez *Neocaeculus luxtoni*.

– *Les eupathidies* ρ' ρ'', que nous avions nommées dans un premier temps *sous-tarsales st' st''* (publications précédentes), mais *que nous assimilons* avec conviction *à la* ***paire prorale*** des Oribates, en raison de leur position et de leur priorité dans l'acquisition du caractère eupathidique.

Les alignements (*l*) comptent chacun 3 poils aux deux premières paires de pattes à la P III, le dernier poil de l'alignement *l'* soit *l'2*, est absent et chez *Neocaeculus luxtoni*, il en est de même pour *l''2*.

Le poil capital de l'alignement l'', est une trichobothrie à bothridie bien développée à la P III, chez toutes les espèces que nous connaissons. Chez *Caeculus* et *Procaeculus*, cette différenciation touche également le poil *l''* des deux premiers tarses, mais la trichobothrie n'est pas parfaite.

Quoiqu'il en soit, la comparaison des chétotaxies larvaires nous prouve bien que *la trichobothrie est le résultat d'une évolution progressive spécialisatrice du poil l''. Or,* l'étude du développement nous montrera qu'*aux tarses I et II*, des espèces dépourvues de trichobothrie *bt* aux deux premières paires de pattes, *ce même poil l'' est susceptible d'acquérir*, au cours d'une autre évolution progressive, *le caractère eupathidique.*

A la face ventrale des tarses, les poils des alignements *v'* et *v''*, sont au nombre de 4 paires chez *Caeculus echinipes*. Le dernier poil de l'alignement *v''*, soit *v''3* est absent à toutes les stases de *A. catalanus*, de *M. hispanicus* et de *N. luxtoni*. Chez cette dernière espèce, la régression va plus loin, *v'3* étant absent au tarse I, *v'3* et *v''2* au tarse II, et *v'3*, *v''2* et *v'2* aux tarses III.

Nous constatons donc que les poils les plus proximaux des alignements (*l*) et (*v*) sont les plus faibles, que la régression est plus marquée aux pattes postérieures, et que dans une même paire (*v*), c'est le poil de l'alignement seconde qui est le plus faible.

b) ***La quatrième patte de la protonymphe***

GRANDJEAN (1946 c) a attiré l'attention sur la *signification évolutive de la dénudation protonymphale de la quatrième paire de pattes chez les Acariens actinochitineux*. Les organes portés par cette patte, et tout particulièrement les poils, font l'objet d'une *forte régression numérique* qui ne s'effectue pas au hasard mais qui respecte au contraire les priorités. *Cette patte* qui n'existe pas chez les larves et même chez les adultes de certains groupes d'Acariens, *est vraisemblablement en voie de disparition.* L'évolution régressive subie par cette patte peut être considérable. Chez *Bdella semiscutata* Sig Thor, elle est par exemple glabre à tous ses articles, sauf au tarse (GRANDJEAN, 1945, fig. 1 A). *Chez les Caeculidae, la dénudation n'est pas aussi poussée*, et cette modération est très intéressante car ces poils qui subsistent sont particulièrement forts. On ne manquera pas de noter que le trochanter glabre de la P IV de *Caeculus echinipes* (fig. 88) et de *Neocaeculus luxtoni* (fig. 89 E) est suivi d'un fémur qui porte dans la région télofémorale un poil dorsal unique qui subsiste de la même manière au palpe. Cette coïncidence n'est pas fortuite. Si l'on compare les P IV des protonymphes des deux espèces précitées, on remarque quelques différences qui sont très instructives, car elles *peuvent permettre d'établir un ordre de priorité chez ces poils forts.* L'étude d'un grand nombre de cas sur un matériel plus varié, devrait nous permettre d'apporter ultérieurement des précisions sur la chétotaxie des *Caeculidae.*

c) ***Développement postlarvaire de la chétotaxie pédieuse***

Ce chapitre demanderait un développement beaucoup plus long et plus détaillé, mais il faudrait pour cela une plus grande variété de séries d'immatures dont l'étude nous permettrait de dégager des lois générales que nous ne pouvons qu'entrevoir pour l'instant.

Les résultats que nous avons consignés sous la forme de notation sur les figures 90, 91, 92, 93, peuvent toutefois nous donner matière à réflexion.

Les tarses dont la région distale est toujours très modifiée chez les Acariens, *étant mis à part, les autres articles semblent dériver par régression d'un même modèle* qu'il faudrait définir. Mais la diver-

Source : MNHN, Paris

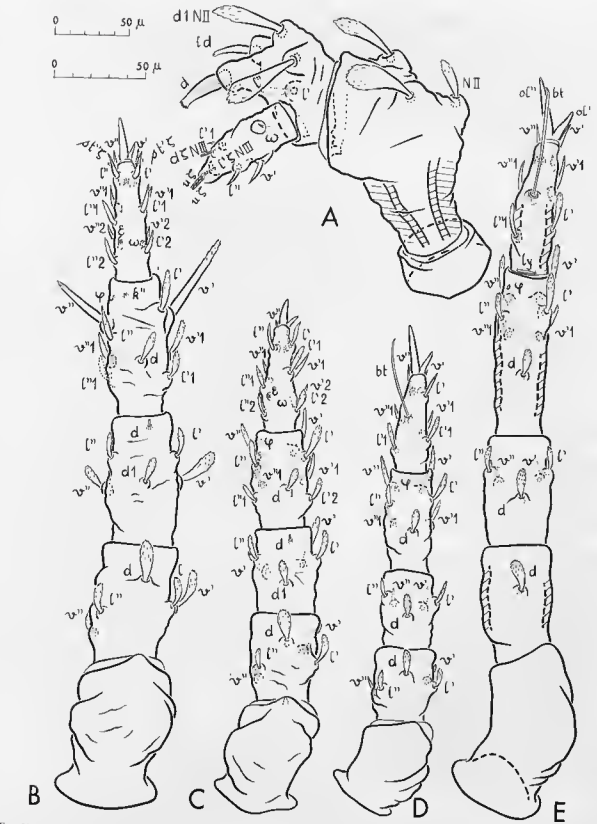


FIG. 89. — *Neocaeculus luctoni* Coineau 1967. A : Palpe gauche de l'adulte en vue antiaxiale ; B-D : Vues dorsales des pattes de la larve : B. PI ; C. PII ; D. PIII ; E : Vue dorsale de la patte IV de la protonymphe. L'échelle supérieure correspond au palpe (d'après COINEAU 1967, fig. 7).

Source : MNHN, Paris

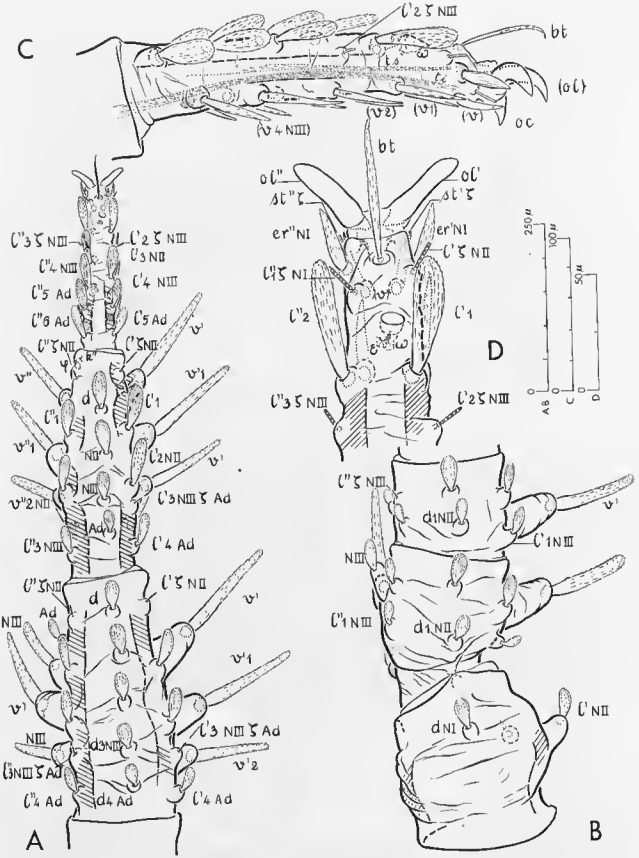


FIG. 90. — *Caeculus echinipes* Dufour 1832. Patte I gauche de l'adulte, avec notation ontogénétique pour la chétotaxie. A : Vue dorsale des articles distaux ; B : Vue dorsale des articles proximaux ; C : Détail de l'extrémité distale du tarse en vue dorsale. On remarquera la trichobothrie imparfaite *bt* et on notera les positions du solénidion ω et du flamulus ε.

Source : MNHN, Paris

sité des modalités de cette évolution régressive complique singulièrement la tâche. Nous parlons de régression car nous pensons que dans la *grande majorité des cas, il n'y a pas néotrichie*. Il semble *toutefois* que le tibia IV particulièrement long de *Calocaeculus lawrencei* n. gen. n. sp., a été le siège d'une multiplication secondaire des poils latéro-ventraux puisque l'on compte I1 poils *v''* et 8 *v'* au lieu des 5 paires habituelles. Les poils dorsaux et latéro-dorsaux ne semblent pas avoir été affectés par ce phénomène. *Neocaeculus lamorali* n. sp., quant à lui, possède aux pattes I, des trochanters et des fémurs dont la face dorsale est couverte de poils dont l'abondance et la distribution semblent relever de la pléthotaxie (fig. 84 D). Une néotrichie localisée est fort probable, mais il se peut aussi que l'on ait affaire à des poils primitifs qui se sont disposés en quinconce, faute de pouvoir prendre rang dans des alignements bien constitués sur un article trop court.

α) *Développement de la chétotaxie des tarses*

Il faut d'abord considérer le groupe des poils apicaux.

Les ***eupathidies prorales*** (*p*) (= *st*) n'existent qu'aux tarses I et II et au cours du développement, on voit apparaître en position franchement latérale, des poils trapus, en ***ergot***, qui constituent une paire (*er*). On les reconnaît à toutes les pattes. Ils apparaissent dès la protonymphe, aux trois premières paires, chez *Caeculus echinipes*, et comme il fallait s'y attendre, seulement à la deutonymphe à la quatrième. Ils sont plus tardifs chez les autres espèces étudiées puisqu'ils n'apparaissent qu'à la dentonymphe.

Le plus faible semble être *er'* à la P IV. Il est en effet absent chez *A. catalanus* à cette patte. Nous avions signalé cette absence sans conviction, 1964, p. 69, car sa place était presque occupée par un autre poil. Ce dernier n'est pas *er'*, mais c'est bien comme nous l'avions supposé *l'* qui a subit une avancée relative à la suite de la disparition de *er'*.

Les alignements latéro-dorsaux, débutent par le poil *l'* qui devient rapidement eupathidique et le poil *l''* qui acquiert également ce caractère s'il n'est pas trichobothridique dès la larve.

Les suites latéro-dorsales s'étoffent aux différentes stases par l'adjonction de nouveaux poils qui sont toujours les plus proximaux.

Les poils (*v*) qui sont en tête des *alignements latéro-ventraux* sont généralement de constitution robuste et dirigés carrément vers l'avant, parallèlement à l'axe de l'article. Le poil *v''* est surtout chez les formes hétéronymphes, nettement plus développé que son symétrique. Par contre les suites *v'* des tarses et des tibias sont constituées de poils semblables, plus grands que leur symétrique. La première paire tarsale fait donc exception. Cette règle vaut pour toutes les pattes, et elle est généralement plus accentuée aux pattes postérieures.

Les poils qui s'ajoutent dans les suites (*l*) et (*v*) *apparaissent parfois par quatre avec le même numéro d'ordre* ; à la même stase, *comme si un verticille complet s'ajoutait*. C'est ce qui se passe chez *Caeculus echinipes* pour les paires (*l4*) et (*v4*) qui apparaissent ensemble à la protonymphe. Lorsqu'on regarde le mode d'implantation de ces poils (fig. 90 A) on constate qu'ils ne sont pas sur le même plan transverse. Il y a une forte disjonction anti. *Mais est-ce un verticille réel primitif ?* Ce n'est pas certain car on ne sait pas si des modifications en cours ou en tête de file n'entraînent pas de décalage. *Les numéros d'ordre n'ont de valeur qu'en ontogenèse.* Les poils toutefois s'ajoutent vraisemblablement dans la partie proximale et ce sont ces derniers qui sont les plus faibles et qui se trouvent probablement éliminés par retardement.

Les eupathidies se différencient dans les alignements l' et l'', tout d'abord en tête puis dans la région moyenne. Nous verrons que cette priorité est valable à tous les articles.

β) *Développement de la chétotaxie sur les autres articles*

Les tibias et les génuaux semblent avoir conservé, surtout aux pattes antérieures, une chétotaxie primitive relativement simple qui peut nous permettre de comprendre celle des articles plus raccourcis ou plus tourmentés comme les fémurs ou le trochanter.

L'étude de l'ontogenèse (fig. 90-93) nous montre l'addition de verticilles, le plus souvent incomplets, dans la région proximale de ces articles. Les suites qui en résultent peuvent être plus ou moins longues et leurs raccourcissements ne s'effectuent pas par la base. *Il faut donc, avant tout, attirer l'at-*

Source : MNHN, Paris

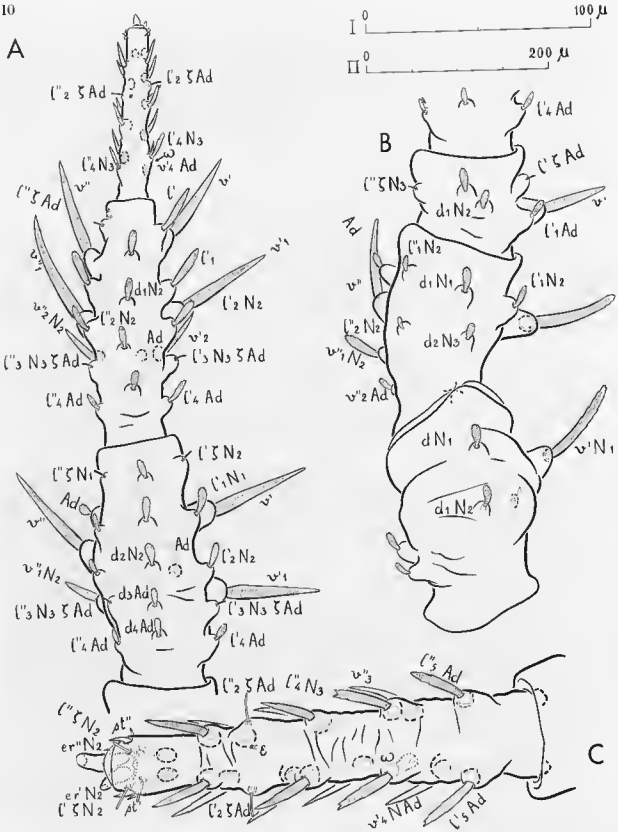


FIG. 91. — *Microcaecilus hispanicus* Franz 1952. Patte gauche de l'adulte, avec notation ontogénétique pour la chétotaxie. A : Vue dorsale des articles distaux; B : Vue dorsale des articles proximaux; C : Vue dorsale du tarse (d'après CONDÉ, 1966, fig. 9).

Source : MNHN, Paris

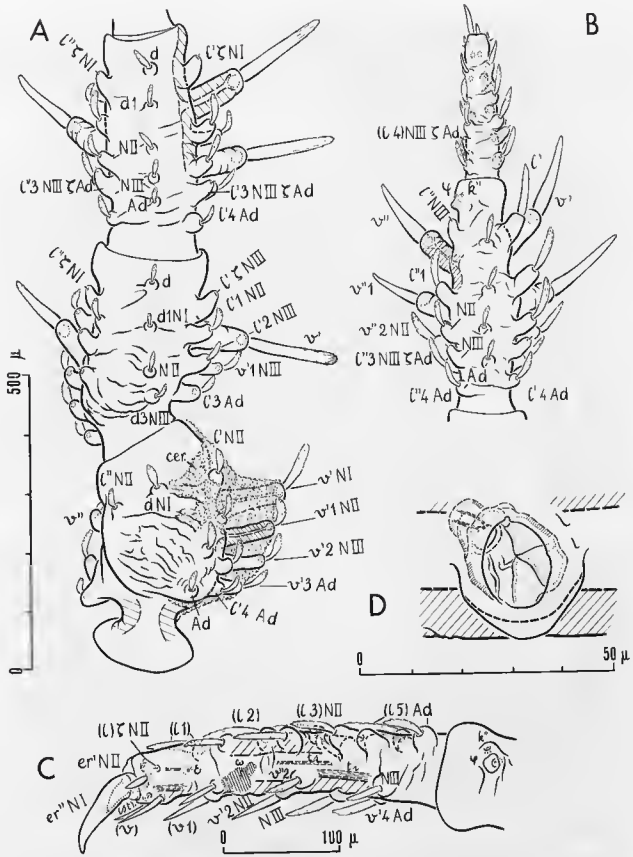


FIG. 92. — *Neocaeculus knoepffleri* Coineau et Enns 1969. Femelle, patte I gauche avec notation ontogénétique pour la chétotaxie. A : Articles proximaux en vue dorsale; B : Articles distaux en vue dorsale; C : Vue de la face seconde du tarse; D : Solénidion ω (d'après COINEAU et ENNS, 1969, fig. 4). On remarquera l'importance du cérotégument, le développement exceptionnel des verrues basales des poils, le caractère primitif de la chétotaxie du trochanter.

Source : MNHN, Paris

tention sur certains types de régression qui interviennent eu tête on en cours de file. Les poils peuvent également subir des déplacements longitudinaux ou transversaux en acquérant le caractère eupathidique ou devenir de longs poils spiniformes contribuant à la constitution de l'appareil de capture.

Nous évoquerons donc ces différents phénomènes avant de tenter d'émettre une hypothèse sur la chétotaxie de ces articles et son évolution.

Le famulus et le poil k'' du tibia

Ces poils sont généralement *très régressés et enfouis* dans l'épaisseur du tégument (fig. 90 D). Le *famulus* ε se situe généralement sur la moitié de la face dorsale des tarses I et II, parfois en position antilatérodorsale. Le poil *k''* est implanté dans la *région distale du tibia* près du solénidion φ. Ces poils qui sont habituellement réduits à de minuscules vestiges chez la plupart des *Caeculidae* sont encore relativement bien développés chez certaines espèces du genre *Procaeculus*. Chez *P. willmanni* Jacot 1936, le famulus est particulièrement remarquable et à la P I on le confondrait aisément avec une eupathidie. Il est toutefois plus court et en forme de bâtonnet assez régulier. Au tarse II, il est déjà beaucoup plus petit avec une tendance à l'enfouissement. De son côté, *le poil k'' du tibia semble suivre une évolution parallèle à celle du famulus.* Comme lui, quoique réduit à un court bâtonnet creux, à base enfouie, il est beaucoup plus développé chez *Procaeculus willmanni* Jacot 1936 que chez les espèces des autres genres. En fait, il ressemble absolument au famulus du tarse II et cette remarque est également valable pour toutes les espèces du genre *Procaeculus. La similitude morphologique et le parallélisme du comportement nous conduiseut à considérer également le poil k'' comme le famulus.* Le poil *k''* serait alors un famulus plus faible que le famulus ε du tarse. Les études de chétotaxie comparée nous ont appris que l'évolution numérique régressive affectait plus rapidement les pattes postérieures que les antérieures. On peut alors supposer que les famuli existaient aux tarses et aux tibias des quatre pattes, *et qu'ils out disparu des P IV, des P III et du tibia des P II.* Chez les espèces précédemment étudiées appartenant aux genres *Microcaeculus*, *Allocaeculus* et *Neocaeculus*, la régression très avancée (COINEAU, 1964, fig. 1 C) réduit ces trois poils à des vestiges identiques qui ne suggèrent plus le dynamisme. Cette hypothèse est en fait celle que CRANDJEAN émettait à propos des poils antérodorsaux des tibias et des génuaux des pattes de certains Prostigmates. Les *Caeculidae* apportent en sa faveur des arguments nouveaux d'ordre morphologique et dynamique.

L'amoindrissement du poil d du génual

Lors de notre première étude chétotaxique sur les *Caeculidae* (*Allocaeculus catalanus*, 1964) nous avons remarqué le curieux comportement du poil *d* des génuaux I et II (p. 58, fig. 4), mais notre interprétation fut erronée.

Cette espèce présente à la face dorsale des pattes 2 types de phanères dont les caractères morphologiques sont bien tranchés :

- des poils en longue massue muriquée ;
- et de petites eupathidies haculiformes lisses.

La larve présente aux génuaux I et II, un certain nombre de poils normaux et *un poil en bâtonnet lisse qui* occupe la position *d*. Voilà qu'*à la protonymphe*, ce petit poil lisse *se trouve remplacé par un poil normal* qui est toutefois moins développé que le poil *d1* qui le suit. Au cours du développement le poil *d* rattrape cette différence de taille pour dépasser finalement *d1* à la stase adulte.

La taille minuscule du poil *d* du génual larvaire ne nous permit pas de voir clairement s'il était ou non canaliculé comme une eupathidie. La ressemblance avec les eupathidies *p' p''* (*st' st''* dans cette publication) était telle que nous fûmes convaincu d'être en présence d'une différenciation à rebours d'eupathidie. Ce phénomène aurait été tout à fait nouveau si l'interprétation avait été juste. En fait, un poil ordinaire peut acquérir, au cours de l'ontogenèse, le caractère eupathidique et il le conserve jusqu'à l'adulte. On ne connaît pas de cas où une eupathidie se transforme en poil ordinaire au cours de l'ontogenèse.

L'étude du développement de *M. hispanicus* (Coineau 1966, p. 41) fit naître un doute que confirmèrent des observations ultérieures.

Le poil d des génuaux larvaires I et II est en fait un poil amoindri et cet état précède sa dis-

Source : MNHN, Paris

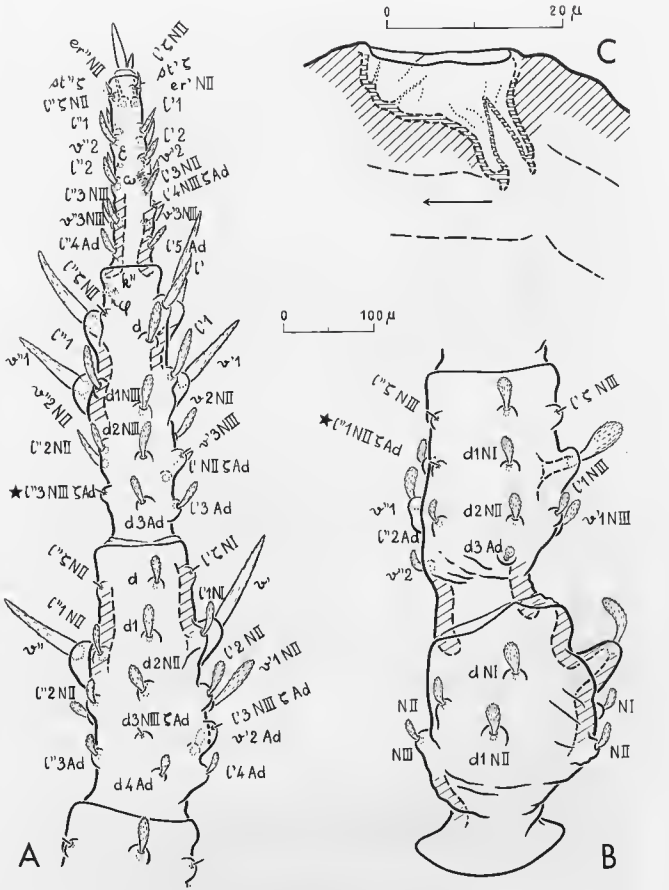


FIG. 93. — *Neocaeculus luxtoni* Coineau 1967. Patte I gauche de l'adulte avec notation ontogénétique pour la chétotaxie. A : Vue dorsale des articles distaux ; B : Vue dorsale des articles proximaux ; C : Solénidion ω d'une patte I gauche en vue dorsale, la flèche indiquant la direction basidistale ; les astérisques indiquent les eupathidies qui sont souvent soumises à des écarts par défaut (d'après COINEAU, 1967, fig. 8). Il s'agit d'une chétotaxie régressive par rapport à celle de *N. knoepfleri*, figure 92.

Source : MNHN, Paris

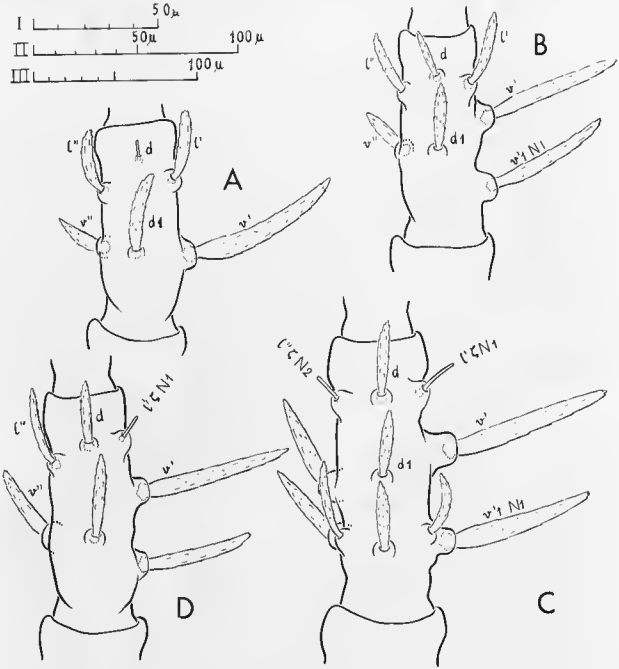


FIG. 94. — *Allocaecilus catalanus* Franz 1954. Ces figures sont destinées à montrer l'amoindrissement du poil *d* du génual I qui est minuscule et baculiforme à la stase larvaire et plus petit que *d1* à la protonymphe. A : Vue dorsale du génual larvaire; B, C : Vue dorsale du génual protonymphal; D : Vue dorsale du génual deutonymphal. Échelles : I (A), II (B et C), III (D) (d'après COINEAU, 1964, fig. 4, ce phénomène avait alors été l'objet d'une interprétation erronée de notre part).

Source : MNHN, Paris

parition. Comme cela arrive à certains poils dorsaux du corps CRANDJEAN (1942 d, p. 40-46) avait d'ailleurs attiré l'attention sur deux types de régression numérique précédée par une forte diminution de taille et celle-ci concernait précisément le poil *d* du génual des Oribates.

L'homologie parallèle nous permet de constater cette disparition sur un même spécimen, en comparant la chétotaxie des génuaux antérieurs à celle du génual III (fig. 89 B, C, D). Sa disparition a nettement laissé un vide, la chétotaxie étant rigoureusement identique par ailleurs. On peut remarquer à cette occasion que cette évolution régressive est comme de règle, plus accentuée aux pattes postérieures qu'aux antérieures.

La premier poil de l'alignement d des génuaux III et IV devra donc être noté dI pour respecter l'homologie avec les autres pattes.

Comme la régression est également plus accentuée aux articles proximaux que dans la région distale de l'appendice, on pourrait être tenté de penser que le premier poil dorsal des fémurs larvaires est également le poil *dI*. La tentation est forte mais ce serait prématuré.

On peut par contre assimiler le poil k'' du tibia à un poil d en cours de régression et qui ne subsiste plus qu'au tibia I, ce qui respecte parfaitement la hiérarchie antéro-postérieure. Ce n'est pas une vue de l'esprit. Il suffit pour s'en convaincre de constater que le tibia possède deux verticilles de 5 complets et bien disposés si l'on imagine le poil *k''* légèrement plus en arrière et en situation dorsale. Cette attraction que semble avoir pour lui le solénidion est peut-être le reste d'une forme de compagnonnage.

De là à imaginer que le *famulus* représente le vestige particulièrement fort d'un alignement du tarse qui aurait disparu, il n'y a qu'un pas, mais il est sans doute trop hâtif.

Quelques remarques relatives aux eupathidies

Principe du délai

Certains poils larvaires peuvent acquérir le caractère eupathidique au cours du développement. Chez les *Caeculidae*, c'est le cas des poils capitaux de l'alignement *l'* et *l''* des différents articles. Les poils postlarvaires peuvent également devenir eupathidiques *au plus tôt à la stase qui suit celle de leur apparition*. Ce poil n'apparaît qu'exceptionnellement avec le caractère eupathidique. Ce ***principe du délai***, que CRANDJEAN a énoncé dans son travail sur *Anystis* (1943 (87), p. 47) se vérifie régulièrement chez les *Caeculidae*. Les eupathidies (*l3*) *NIII* ζ *Ad* des tibias et des génaux en sont de bons exemples.

Principe de l'avancée relative

Ce principe « consiste à remarquer qu'un poil, lorsqu'il a changé *notablement* de place d'une stase à l'autre, en devenant eupathidique, a pris un emplacement moins proximal sur l'article auquel il appartient » CRANDJEAN 1943, 1943 d, p. 47-48). Cette avancée relative a également lieu assez régulièrement *chez les Caeculidae*, mais *à cette translation* le long de la génératrice de l'alignement, *s'ajoute un abaissement* très sensible que nous révèle tout particulièrement l'observation latérale des tarses de *Caeculus echinipes* (fig. 90 C), les eupathidies *l''3* ζ *NIII* et *l'2* ζ *NIII* paraissent appartenir à une paire d'alignements latéraux.

Un autre type de déplacement d'eupathie au cours de l'ontogenèse, celui de l'eupathidie p' d'Allocaeculus catalanus

Nous rappellerons brièvement ce que nous avons dit à ce propos, dans une publication antérieure (COINEAU 1964, p. 55-58), à laquelle nous renvoyons le lecteur pour le détail de l'argumentation.

La larve présente régulièrement au tarse I, deux eupathidies terminales que nous assimilons à *p'* ζ et *p''* ζ. Mais dans cette espèce, elles ne constituent pas une paire symétrique, l'une étant latéro-ventrale *p''* ζ, l'autre *p'* ζ étant nettement latéro-dorsale. Or, au cours du développement, cet emplacement est occupé par une eupathidie qui n'est pas *p'* ζ, mais le poil *l'* qui a subi une avancée relative en devenant eupathidique, l'eupathidie *p'* ayant changé d'alignement. C'est ce que montre clairement la fig. 95 B et C qui représente deux tarses I de protonymphes, celui qui est en B montrant un retard dans la différenciation eupathidique du poil *l'*. Les figures D et E se rapportent à des deutonymphes

Source : MNHN, Paris

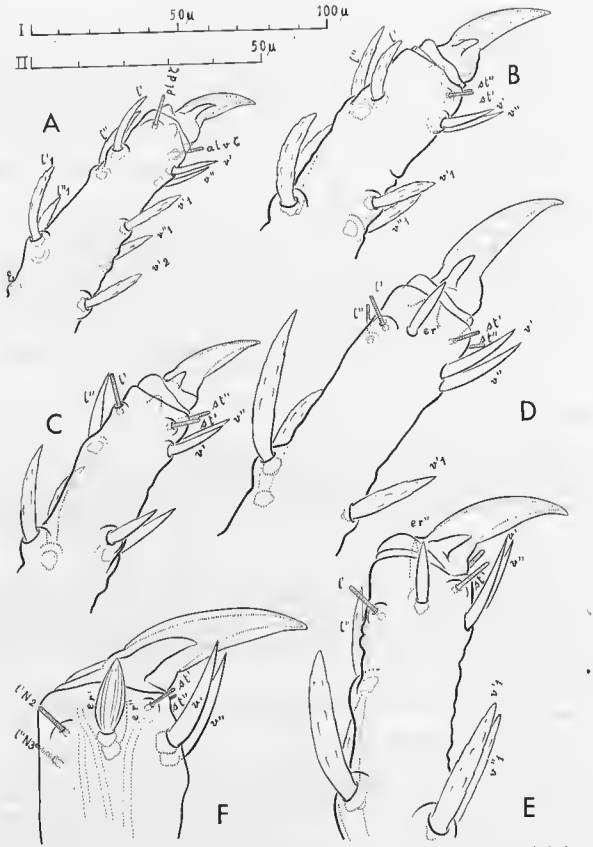


FIG. 93. — Migration dorso-ventrale de l'eupathidie *st* des tarses I et interprétation de la chétotaxie de la région distale du tarse I chez *Allocaeculus catalanus* Franz 1954 (d'après COINEAU, 1964, fig. 3). Toutes les figures représentent des extrémités de tarses I gauches en vue paraxiale. A : larvaire; B et C : Protonymphaux; D et E : Deutonymphaux; F : Femelle. Échelles : I (F), II (A, B, C, D, E).

Source : MNHN, Paris

où l'on note un retard semblable en E pour le poil *l''*. On remarque enfin l'apparition des poils (*er*) à la deutonymphe. Ces poils sont indépendants des paires d'eupathidies dorsales et ventrales puisqu'ils existent en leur absence aux pattes III et IV (COINEAU 1964, fig. 9 A).

Le refoulement des poils larvaires vers l'extrémité apicale des tarses est un phénomène relativement courant mais *un changement aussi radical d'alignement, nous paraît tout à fait exceptionnel.*

Ordre de priorité dans l'acquisition du caractère eupathidique

Ce phénomène correspond à une évolution progressive où l'on note un parallélisme entre ontogenèse et phylogenèse. Les poils *st' st''* (= *p' p''*) *des tarses* ont, dans ce domaine, une *priorité absolue.* D'autre part, sur chaque article, ce sont les poils *l'* et *l''* qui se transforment les premiers en eupathidies. Viennent ensuite, les tibias et les génuaux, les poils de la paire (*l3*) qui acquiert ce caractère régulièrement à l'adulte chez les espèces dont nous avons étudié le développement. Cette transformation peut intéresser le poil dorsal *d3* du même verticille comme chez *Neocaeculus luxtoni* (fig. 93 A).

Les poils plus distaux des alignements (*l*) et *d* peuvent enfin devenir également eupathidiques.

Il ne faut pas s'étonner de constater que les poils les plus proximaux des alignements *l' l''* et *d* ne sont pas eupathidiques. C'est en effet en accord avec le principe de *délai*, ces poils venant juste d'apparaître. Lorsque l'eupathidie est l'organe le plus proximal de sa file, on constate généralement qu'elle correspond à un poil qui apparaît à la stase précédente (*Neocaeculus luxtoni*, tibia, fig. 93 A).

Distortion des alignements et origine des poils ventraux

Au cours de l'étude du développement de la chétotaxie chez *Microcaeculus hispanicus* Franz (COINEAU 1966, p. 42, fig. 9 A) nous avions été *surpris par l'apparition chez l'adulte d'un poil quasi ventral au tibia et au génual de la patte I.* Nous l'avons alors affecté de l'indice Ad qui fixait sa date d'apparition sans préjuger de son appartenance à tel ou tel alignement. L'observation de la P I de divers spécimens de *M. sabulicola semble nous permettre de préciser sa nature* (COINEAU 1969, p. 216). Les alignements latéro-ventraux et plus particulièrement *v'* subissent en quelque sorte une distortion qui est particulièrement accentuée au génual. La figure 96 E nous montre une P I observée face au plan déterminé par les génératrices moyennes des alignements *l'* et *v''*. Dans cette représentation semi-schématique, les poils sont supposés arrachés, leurs bases subsistant seules. Les implantations des poils de l'alignement *v'* sont marquées de noir. L'alignement *l''* est omis pour préserver la clarté de la figure. On voit alors nettement que *les aliguements v' des trois articles distaux de la patte s'incurvent ventralement dans leur région proximale.* Au génual on pourrait douter de l'appartenance de *v'* à cet alignement tant sa situation est ventrale et sa position relativement avancée. Mais un spécimen nous a fourni une position intermédiaire à la patte gauche (fig. 96 C) et plus exagérée à la patte droite (fig. 96 H). Pour faciliter la comparaison, nous avons figuré pour cette dernière son symétrique par rapport à un plan.

Les poils des Caeculidae montrent donc une certaine aptitude à s'éloigner de la génératrice théorique de leur alignement. Ce phénomène est probablement plus *accentué chez* les formes qui présentent des *articles courts avec une forte densité chétotaxique* comme le montre le tarse I de *Microcaeculus frauzi* (COINEAU, 1968, fig. 3 C). Les poils ont alors tendance à s'y disposer en quinconce.

À de très rares exceptions près (dont l'existence d'ailleurs n'est pas certaine), les poils des pattes des *Caeculidae* se répartissent dans les alignements *d* (*l*) (*v*). Ceux qui sont en situation *l*, *e*, ou *s* (sensu CHANDJEAN) ne s'y trouvent que secondairement et appartiennent en fait aux suites *d* (*l*) ou (*v*).

Le développement proximo-distal dans les alignements v'' des génuaux et des fémurs

Au cours de l'ontogenèse, les poils nouveaux s'ajoutent généralement à chaque stase, à l'extrémité proximale de leur alignement, ils sont les derniers de leur suite.

Lors d'études précédentes, nous avons été surpris de voir apparaître à la patte I de l'adulte de *M. hispanicus, un poil nouveau en tête des aliguements v'' du génual et du fémur* (fig. 91 Ad, A et B) ; nous avons constaté à nouveau ce phénomène chez *Neocaeculus luxtoni* et *N. knoepffleri*. Chez *C. echinipes* (fig. 90 A), nous le retrouvons à nouveau mais plus précoce puisqu'on voit apparaître en avant du poil larvaire, successivement deux poils, l'un à la tritonymphe l'autre à l'adulte. Les poils qui appa-

Source : MNHN, Paris

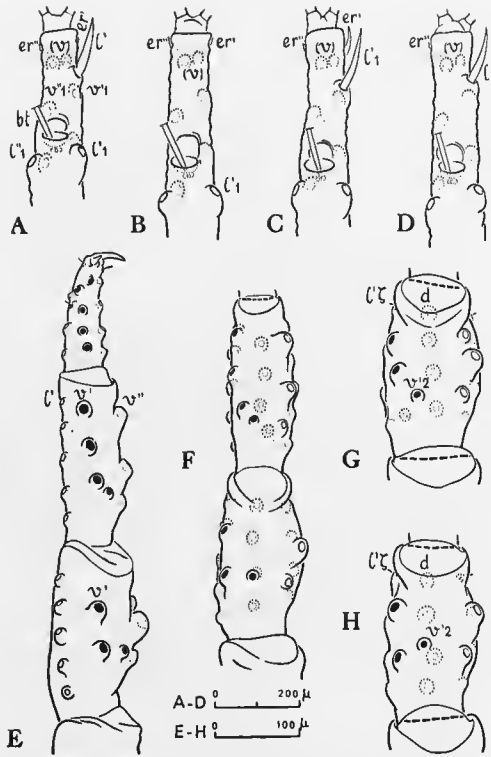


FIG. 96. — *Microcaeculus rabulicola* Franz 1952. A-D : Représentation semi-schématique d'une série de tarses gauches permettant d'interpréter la chétotaxie grâce à des écarts. A : P III; B, C, D : P IV; E-H : Figures semi-schématiques destinées à montrer l'abaissement, et le déplacement relatif des poils des suites *v'*; E : Articles distaux d'une P I vue de face à la génératrice moyenne de l'alignement *v'*; F : Tibia et génual de la même patte en vue ventrale; G : Génual I gauche en vue ventrale; H : Figure symétrique du génual I droit du même animal en vue ventrale. Les poils qui se situent sur une génératrice ventrale y sont parvenus secondairement et appartiennent donc, en fait, à des alignements latéro-ventraux (d'après COINEAU, 1969, fig. 7).

Source : MNHN, Paris

raissent en tête sont certainement les nouveaux car ils sont nettement plus petits que le poil *v''* larvaire qui a acquis entre temps la morphologie spiniforme.

Nous ne pensons pas qu'il s'agisse là d'une néotrichie. Du point de vue numérique, la suite *v'* du génual est parfaitement comparable à son homologue sur le tibia chez *C. echinipes*. Il y a 4 poils dans les deux cas. Il faut considérer sans doute que *les modalités de la régression ne sont pas forcément les mêmes à tous les articles dans des alignements homologues*; l'encombrement est peut-être en jeu. *Microcaeculus franzi* qui se singularise par sa chétotaxie particulièrement régressée, ne possède qu'un seul poil *v''*, l'unique poil larvaire, au génual et au tibia I, comme le montre la figure 83 A.

Cette constatation nous conduit à remarquer que *le verticille larvaire est composite, ses éléments n'appartenant vraisemblablement pas au même verticille primitif.*

d) ***Essai d'interprétation onto-phylogénétique de la chétotaxie des articles moyens des pattes.***

À la suite des remarques que nous venons de faire sur certaines modalités qui règlent l'apparition et la disparition des poils, on peut être tenté d'élaborer une explication synthétique. Nous sommes parfaitement conscient des difficultés et des incertitudes qui pèsent sur une telle entreprise, mais si nous ne résolvons pas le problème, nous l'aurons au moins posé. L'hypothèse selon laquelle la chétotaxie d'*un article de patte serait primitivement constituée par un certain nombre de verticilles*, nous paraît être fort plausible. GRANDJEAN a d'ailleurs montré que ces verticilles se comportaient comme de *véritables unités évolutives*. La détermination du nombre primitif de verticilles est par contre très délicate. On peut tout de même remarquer que les *tibias* et les *génuaux* des pattes I et II, qui sont les articles les moins affectés par l'évolution régressive ou progressive en raison de leur position moyenne sur des pattes antérieures, présentent des suites le plus souvent de 5 poils dans les alignements latéro-dorsaux. Les suites latéro-ventrales atteignent beaucoup moins souvent le nombre de 5, généralement 4 ou 3, et lorsqu'elles dépassent ce chiffre (*Calocaeculus lawrencei* n. g. n. sp. (fig. 84 E) on a probablement affaire à un phénomène multiplicateur relevant de la néotrichie.

Nous partirons donc du *nombre hypothétique de 5 verticilles primitifs de type 5* (*l*) (*v*), (*d*), chez l'adulte des *Caeculidae*. Il n'est pas impossible que leur nombre soit supérieur et notamment de 6 comme le suggèrent certains tarses. On les reconnaît très facilement à la face dorsale du génual I de nombreuses espèces (fig. 90, 91, 92 A). Les suites ventrales sont également parfois de 5 au tibia, mais elles sont le plus souvent moins importantes. Sur cet article, les poils les plus tardifs dans l'ontogenèse sont les proximaux, la réduction de leur nombre est vraisemblablement proximo-distale. D'autre part, ces poils ventraux sont particulièrement affectés par une différenciation morphologique spécifique. Au génual, leur nombre est non seulement plus faible, mais la régression agit sur l'alignement *v''* à la fois aux deux extrémités de la suite.

L'inégalité du nombre de poils dans les files ventrales et dorsales, l'éventualité des régressions à divers niveaux (poils capitaux, moyens, ou en queue de file) et la possibilité de déplacements relatifs, ne nous permettent pas d'associer les poils (*v*) aux poils (*l*) et *d* du verticille primitif.

Nous les considérerons donc à part en soulignant les différences qui existent vraisemblablement dans les modalités de l'évolution régressive au sein des alignements *v''* des tibias et des génuaux.

Les suites (*l*) et *d* des articles homologues sont moins riches aux pattes postérieures qu'aux antérieures. C'est un fait d'observation courante. Cette différence résulte d'une régression et pour savoir sur quels organes elle a porté, *il faut avant tout pouvoir établir une homologie entre les verticilles*. La différenciation eupathidique semble pour cela nous fournir un excellent point de repère. C'est tout au moins l'hypothèse de départ que nous formulons. Si l'on compare les notations ontogénétiques des tibias et des génuaux résultant de l'étude du développement de plusieurs espèces appartenant à des genres très différents, on est frappé par la *constance de la notation (l3) NIII ζ Ad.* Ce n'est certainement pas le fait du hasard. Nous supposons que cette différenciation, qui peut également concerner le poil *d3*, *souligne une homologie qui existe réellement entre ces demi-verticilles eupathidiques.*

Sur la figure 97 nous proposons une interprétation schématique de la chétotaxie de certains articles des pattes qui se trouvent d'ailleurs représentés sur les figures 90, 98 et 99.

Le génual I (fig. 90 A) de *C. echinipes* et le tibia I (fig. 90 B) de *C. echinipes* ou de *Procaeculus*

Source : MNHN, Paris

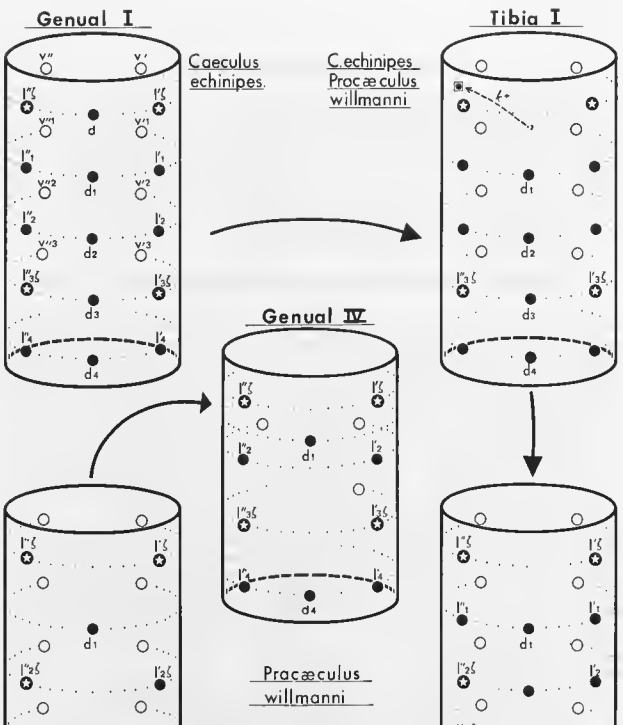


FIG. 97. — Représentation schématique d'une tentative d'interprétation de l'évolution régressive de la chétotaxie des articles moyens des pattes des *Caeculidae*. Le Cylindre représente en vue dorsale, l'article théorique le long des génératrices duquel s'alignent les poils symboliquement représentés par des cercles pleins lorsqu'ils sont vus directement, et par une circonférence pour ceux de la face ventrale. Les étoiles correspondent au caractère eupathidique, le poil vestigial enfoui *k'* fait l'objet d'une représentation partielière. Les données sur la nature des poils latéro-ventraux sont encore insuffisantes pour permettre d'envisager l'ensemble des verticales dont nous matérialisons incomplètement le niveau par un cercle horizontal de pointillés. La discussion (voir texte) porte presque essentiellement sur les poils *d* et *(l)*, l'argumentation faisant intervenir l'homologie parallèle et le caractère eupathidique pour la paire *(l3)*. On pourra se reporter aux figures « réelles » : fig. 90 A, pour le génual I de *Caeculus echinipes*, fig. 98 A, pour le tibia I de *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933, fig. 98 C pour le tibia II, fig. 99 C, pour le tibia et le génual IV.

Source : MNHN, Paris

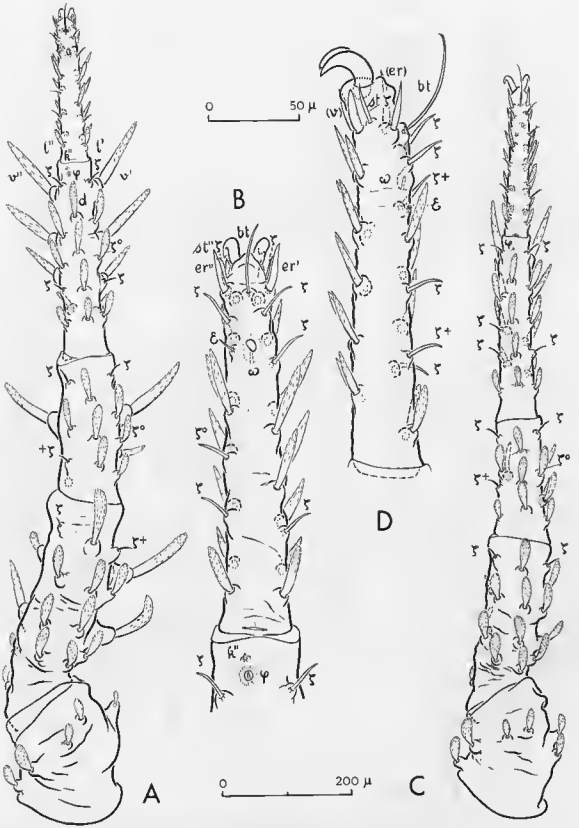


FIG. 98. — *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933. Femelle, les pattes du côté gauche. A : P I ; B : Tarse I en vue dorsale ; C : P II ; D : Tarse II en vue antiaxiale (d'après CONSIGLIO, 1969, fig. 5).

Source : MNHN, Paris

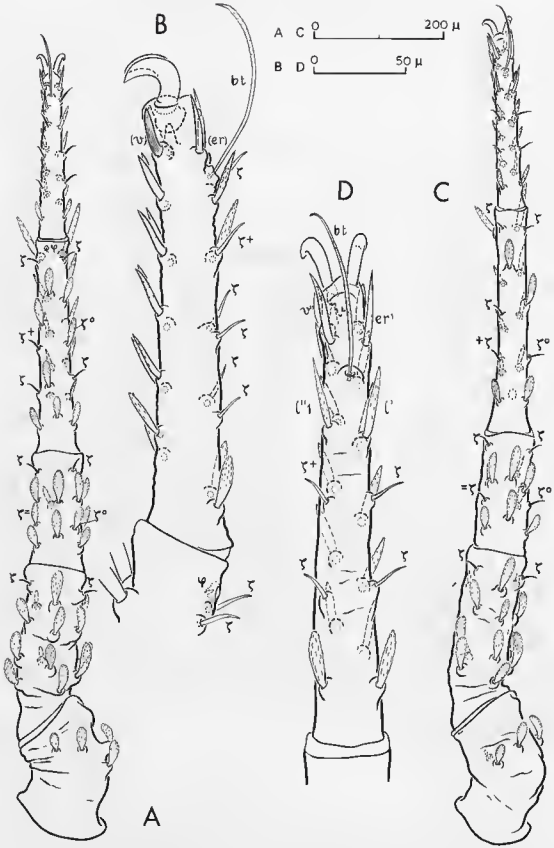


FIG. 99. — *Procaeculus willmanni* Vitzthum 1933. Femelle, les pattes du côté gauche. A : P III, vue dorsale; B : Tarse III, vue antiaxiale; C : P IV, vue dorsale; D : Tarse IV, vue dorsale (d'après CORNEAU 1969, fig. 6).

Source : MNHN, Paris

willmanni (fig. 98 A) offrent dorsalement des chétotaxies comparables si l'on homologue le poil *k''* au poil *d*.

En dehors de l'absence de *k''*, la différence entre la chétotaxie des tibias I et II de *P. willmanni*, réside dans l'acquisition du caractère eupathidique par le poil *l''2*. Si l'on compare chez cette espèce le tibia II au tibia IV, *on retrouve le même groupe d'eupathidies* que nous tenons pour homologue. *Les suites (l) étant plus courtes on est conduit à déduire que les poils qui ont disparu sont des poils (l1).* D'autre part, l'alignement *d* n'est représenté que par un seul poil que nous notons *d1* (pour montrer que ce n'est pas *d* sans être certain qu'il s'agit de *d1*).

La chétotaxie du génual IV est, en dehors de l'existence d'un second poil dorsal, parfaitement comparable à celle du tibia IV, l'article étant simplement plus court à la suite d'une compression de l'intervalle (*l*)-(*l2*).

Les articles proximaux, fémurs et trochanters pourraient faire l'objet de comparaisons semblables car ils dérivent vraisemblablement d'une structure primitive comparable. Leur position sur l'appendice a probablement été moins favorable à la conservation du type primitif et d'autre part, il y a chez les Acariens, une tendance générale à la régression numérique dans la région proximale des appendices. On peut toutefois deviner ce fond chétotaxique commun chez un article aussi noueux que le trochanter à la patte I de *N. knoepffleri* (fig. 92 A).

Conclusions

La chétotaxie des pattes de *Caeculidae* montre, en dehors des tarses qui sont toujours très spécialisés, une homologie qui se manifeste entre les mêmes articles des différentes pattes d'une part, et d'autre part entre les différents articles d'un même appendice. Cette disposition primitive n'est pas certes aussi nette que chez *Anystis* par exemple, mais elle a l'avantage de nous laisser entrevoir la diversité des modalités de son évolution tant régressive que progressive. L'éventail que propose cette famille est d'ailleurs très vaste comme on peut le voir en comparant la P I de *M. franzi* (fig. 83) à celle de *N. knoepffleri* (fig. 92). L'étude du développement de nombreux cas intermédiaires est souhaitable. On peut toutefois supposer que les poils des suites (*l*) (*v*) se répartissaient primitivement en verticilles qui étaient sans doute au moins au nombre de cinq.

Les cas de néotrichie nous paraissent exceptionnels. La chétotaxie des formes actuelles semble dériver d'un type primitif par régression numérique. Celle-ci revêt plusieurs formes. Les poils de queue de suite, les plus proximaux, les plus tardifs dans l'ontogenèse sont semble-t-il l'objet d'un retardement. Toutefois, le caractère eustasique du comportement évolutif des poils n'est peut-être pas simplement propre à la différenciation eupathidique, il intervient peut-être également dans les régressions. La régression peut également frapper des poils capitaux comme *d* ou *v* et les poils moyens des alignements tels que (*l1*) par exemple.

Les modalités de cette évolution ne sont pas les mêmes à tous les articles et présentent des degrés divers d'une patte à l'autre. Ces différences se manifestent au niveau des alignements ventraux qui nous offrent les caractères spécifiques.

L'alignement des poils au cours de la phylogenèse n'est pas le seul phénomène qui modifie la chétotaxie primitive. On doit, lorsque l'on envisage de la reconstituer, tenir compte des déplacements relatifs qui peuvent affecter les poils aussi bien dans le sens longitudinal que transversal.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

OBSERVATION SUR LA BIOLOGIE, L'ÉTHOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DES *CAECULIDAE*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

I – INTRODUCTION

Ce chapitre n'est qu'une première approche d'un problème qui présentait de grosses difficultés matérielles que nous nous sommes attachés à résoudre. Nous poursuivons cette étude et il nous faudra travailler encore pour parvenir à une idée précise du cycle de développement des *Caeculidae*.

L'examen de séries de récoltes montre que l'*on rencontre toutes les stases actives de ces Acariens à n'importe quelle époque de l'année*. D'autre part les femelles ne sont vraiment distendues, par le développement de leurs œufs, qu'à la fin du printemps, *en mai-juin*. C'est à cette époque précisément que *nous avons obtenu la ponte en élevage*. Bien que nous n'ayons pas trouvé de paquets d'œufs sur le terrain, nous pensons que c'est bien pendant cette période qu'elle a lieu dans la nature, et qu'elle est unique au cours de l'année. Ces deux points demandent toutefois à être vérifiés.

Allocaeculus catalanus et *Microcaeculus hispanicus* ne peuvent pas être récoltés en assez grande quantité pour permettre de suivre statistiquement les fluctuations des différentes classes d'âges, et il en est ainsi pour de nombreuses espèces. Une destruction des populations s'ensuivrait à très brève échéance. L'examen direct sur le terrain est pratiquement impossible en raison de leur ***homochromie*** que complète une ***immobilité réflexe***. Un autre phénomène vient les soustraire à l'efficacité de l'extraction par Berlèse, ***la période de pupaison***. Le passage d'une stase à l'autre est marqué par une mue qui intervient à la suite d'*une véritable métamorphose. L'animol reste alors immobile* et ne descend pas dans l'appareil d'extraction, ce qui perturbe singulièrement les proportions. Ceci est d'autant plus sensible que les récoltes sont modestes.

La découverte de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. nous a offert un matériel de choix pour l'observation directe sur le terrain et la récolte à vue d'une quantité relativement importante d'animaux.

II – PREMIÈRES OBSERVATIONS SUR LE DÉVELOPPEMENT DE *MICROCAECULUS STEINERI DELAMAREI* n. ssp.

On rencontre toutes les stases actives de cette espèce sous les pierres des éboulis, non colmatés, retenues sur les rochers de la falaise de FONT ESTRAMER (voir chapitre Écologie). C'est un *Caeculidae* relativement gros qui se remarque sans difficulté sur les faces des pierres de calcaire compact gris bleu clair.

Source : MNHN, Paris

La station a été suivie pendant un peu plus d'un an. Chaque mois il a été procédé à un prélèvement qui consistait à examiner une à une toutes les pierres d'un petit éboulis, ainsi que la surface du rocher sous-jacent, le nombre total d'animaux recueillis étant de l'ordre d'une centaine. Pour l'atteindre, il était parfois nécessaire d'examiner deux ou trois cuvettes à éboulis, mais dans tous les cas chaque unité faisait l'objet d'une récolte intégrale.

Une centaine d'individus susceptibles de se répartir dans cinq classes d'âges ne constitue pas toutefois une quantité suffisante pour conduire à des résultats significatifs, surtout chez des animaux qui nous font assister peut-être, par surcroît, à une superposition de générations. Comme nous ne connaissons, pour l'instant, qu'une seule station de cette forme nous avons préféré procéder prudemment.

Quoi qu'il en soit, l'inspection systématique de la station a mis en évidence l'*existence d'une période de pupaison condensée sur deux mois environ (15 mai-15 juillet)*. Du mois d'octobre jusqu'à la fin du mois d'avril, nous n'avons pas récolté de spécimens de *M. st. delamarei* n. ssp. en état de pupaison ; pendant cette période, tous les individus rencontrés étaient actifs. Les tritonymphes représentaient plus de 75 % des immatures ; les deutonymphes étaient beaucoup plus nombreuses que les protonymphes et les larves le plus souvent absentes. Il n'est pas possible d'interpréter les données de nos récoltes concernant les trois premières stases actives : les larves, protonymphe et deutonymphe. Nous ne pensons pas qu'elles nous aient échappé en raison de leur petite taille, car on récolte même assez facilement, une exuvie larvaire sur ces roches clairs. Ces jeunes immatures vivent peut-être pour la plupart dans d'autres biotopes, dans des fentes inaccessibles? Il se peut également que le développement soit plus rapide jusqu'à la tritonymphe? À moins qu'au contraire, il soit très lent et que les stases peu représentées correspondent à des années qui furent peu favorables à la ponte?

Le seul fait dont nous soyons pratiquement certain, pour l'avoir vérifié parallèlement en élevage, c'est qu'*un animal qui est à la stase tritonymphale en septembre attend le printemps suivant pour se transformer en adulte*. Nous pensons enfin que la maturation sexuelle de ce jeune adulte nécessite encore un an. *La vie de cette espèce de Caeculidae s'étale donc sur deux ans au moins, elle est même vraisemblablement plus longue*. Il est fort probable que cette durée varie d'un individu à l'autre, suivant les conditions microclimatiques et nutritionnelles dans ce milieu austère. Ces animaux qui peuvent supporter des périodes de jeûne prolongées, devront faire l'objet de recherches éco-physiologiques.

La période de pupaison

Lorsqu'en mai 1970, nous avons noté dans nos élevages en terrarium de plein air, l'apparition de la première pupe, nous avons immédiatement procédé à des récoltes hebdomadaires. *Le tableau de la figure 99 montre le pourcentage d'immatures en état de pupaison*. Il était nul en avril, il a augmenté très rapidement à la fin du mois de mai pour décroître ensuite à la mi-juin et s'annuler à nouveau au cours du mois de juillet. Après cette période, en dehors de quelques très rares pupes que nous avons récoltées en septembre, ce sont essentiellement des individus actifs qui ont été rencontrés comme au cours de l'année précédente. Nous nous employons actuellement à compléter ces observations qui sont encore insuffisantes.

Lorsque l'immature s'apprête à entrer dans la phase de pupaison il recherche *à la face inférieure d'une pierre, une anfractuosité* ou une dépression dans laquelle *il s'immobilise*. La planche 3, en haut, montre trois tritonymphes en état de pupaison, à la face inférieure d'une pierre de la station type. L'animal dont le *corps est particulièrement distendu*, adopte une *attitude caractéristique* (Pl. 3 en bas à gauche) : les pattes I et II sont ramenées vers l'avant et repliées vers la face ventrale en arceaux ; les pattes III s'étalent latéralement et les P IV sont étendues vers l'arrière. Chez *Allocaeculus catalanus* la position est différente, les deux premières paires de pattes étant, au contraire, tendues raides vers l'avant.

La durée de la période de pupaison paraît fortement *influencée par la température*, elle est nettement plus brève par temps chaud. Elle semble être de l'ordre d'une semaine.

Les phénomènes qui se déroulent pendant cette période sont sans conteste originaux, et l'on ne peut que s'étonner de constater, qu'après les observations des pionniers de l'Acarologie, et notamment de MICHAEL (1883, p. 83), il a fallu attendre ces dernières années pour qu'ils attirent à nouveau l'at-

Source : MNHN, Paris

tention des biologistes : JONES (1950-1954), REZNIK P. A. (1960), HUGHES (1964), KANUNGO et NEAEGELE (1964), KANUNGO (1964) et WOODRING (1969).

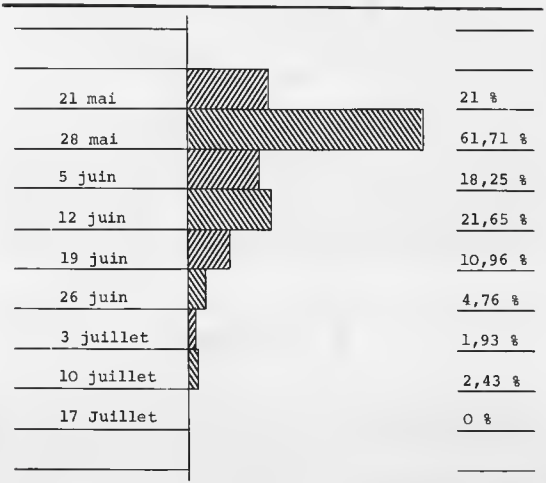


FIG. 100. — Diagramme montrant la période de pupaison chez *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. Nous avons exprimé le pourcentage d'immatures en état de pupaison.

Ce dernier auteur reconnaît ***trois grands types d'apolyses*** :

— *Type A : Mesostigmata* et *Metastigmata* : semblable à ce que l'on connaît dans les autres ordres d'Arachnides et chez les Insectes ; l'épiderme des pattes se sépare de la cuticule, et une nouvelle cuticule est sécrétée à l'intérieur du fourreau que constitue l'ancienne. *Les pattes restent en place* et leur rétraction constitue la dernière étape de l'éclosion ; le stade d'inactivité est bref.

— *Type B : Prostigmates libres* et *Oribates* : la patte se forme à l'intérieur de la vieille cuticule mais elle se retire de ce fourreau *plusieurs heures (même plusieurs jours) avant l'éclosion.*

Dans les types A et B il n'y a pas de réorganisation ou de régression appréciables des tissus mous des appendices.

— *Type C* : autres *Prostigmata* et *Astigmata* : les tissus de la nouvelle patte se dédifférencient et *régressent* en un bourgeon situé dans la région coxale ; *le nouvel appendice pausse*, à partir de ce bourgeon, *dans l'espace exuvial.*

Une variation du type C, décrite par JONES, correspond essentiellement à une double mue entre deux stades actifs (WOODRING J. P. 1969, p. 1719-1720).

La disposition des appendices dans la pupe de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. est assez

Source : MNHN, Paris

surprenante. Le corps de l'animal est légèrement décalé vers l'arrière par rapport aux structures homologues de l'ancienne cuticule. *Les pattes sont repliées sous le corps*, leur tarse étant toutefois partiellement engagé dans le trochanter. Elles sont géniculées au niveau du génual, mais la flexion est imposée dans le sens inverse de celui du fonctionnement normal de l'appendice et le pli affecte beaucoup plus l'article lui-même que l'articulation fémoro-génuale. Ces genoux inversés d'une même paire sont rapprochés l'un de l'autre de chaque côté du plan de symétrie. Cette disposition correspond plus particulièrement à celle des deux premières paires de pattes ; les deux autres sont moins ramassées sur elles-mêmes, et repliées plus largement vers l'arrière, la géniculation affectant par ailleurs la région distale du génual.

Lors de l'éclosion, la ligne de déhiscence cède d'avant en arrière, suivant le mode de la ***prodéhiscence*** (voir chapitre consacré aux prélarves). Dans l'entrebâillement de la fente on voit apparaître les trochanters qui, sous l'effet des mouvements du corps, donnent l'impression de ramper sur le bord de la valve inférieure de l'exuvie. Sous la poussée de l'animal, qui se redresse vers l'avant, la valve supérieure se soulève. Ce sont les deux dernières paires de pattes qui se libèrent en premier, et prennent appui à l'extérieur de chaque côté de l'exuvie. Les deux premières paires continuent à se déplier et l'animal fait son premier pas en avant.

Il présente alors un aspect caractéristique. Il est très pâle, son corps est fortement déprimé et ses yeux rouges attirent l'attention. Les pattes conservent encore un certain temps une courbure marquée ; on a l'impression que l'animal marche sur l'extrémité des tibias.

III – CONCLUSION

Microcaeculus steineri delamarei n. ssp. semble présenter une période de pupaison condensée à la fin du printemps, époque pendant laquelle nous avons obtenu la ponte en élevage. La vie de cette espèce s'étale donc vraisemblablement sur plusieurs années. Nous avons observé la pupaison et l'éclosion.

Afin de compléter ces résultats fort indigents nous poursuivrons l'étude du cycle de cette espèce parallèlement à celui de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 que nous récoltons en grand nombre mais dont l'observation directe est presque impossible. Cette dernière espèce qui vit dans un milieu plus tamponné et relativement plus riche, présente peut-être un autre rythme de développement.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

ÉTHOLOGIE

Nous nous proposons, au cours de ce chapitre, de rapporter quelques remarques au sujet du comportement des *Caeculidae* à l'occasion de la présente étude.

Nous avons retenu seulement deux phénomènes en raison de leur originalité :

— ***la capture des proies,***
— ***le fouissement trépidant***

Il s'agit donc simplement de l'approche superficielle de quelques points d'un domaine qui semble à la fois vaste et accessible. Ces animaux ont, pour des Acariens, une taille suffisante pour être manipulés directement et l'impossibilité qu'ils ont de grimper sur une paroi lisse peut constituer un gros avantage pour les dispositifs expérimentaux.

Ils manifestent un ***phototropisme positif*** d'une étonnante netteté. Cette attraction est telle que l'on peut s'en servir pour les diriger sur une proie en faisant pivoter le support. Ils rectifient aussitôt la direction de leur déplacement pour toujours faire face à la source lumineuse. Il s'agit peut-être finalement d'une excellente technique pour rencontrer une zone d'ombre où ils s'immobilisent. Nous avons mis à profit cette réaction dans l'un de nos procédés d'extraction (première partie, chapitre I).

Leur ***aptitude à « faire le mort »*** est probablement la première remarque qui fut faite au sujet de leur comportement. Cette réaction semble présenter plusieurs degrés.

— *Si l'excitation n'est pas trop violente* (rencontre d'un congénère ou d'une proie éventuelle) ils *s'immobilisent brusquement en se figeant littéralement*, le plus souvent dans des attitudes insolites. On peut même alors modifier la position de leurs appendices sans provoquer de réaction de leur part. Ils restent dans la nouvelle position qui vient de leur être imposée.

— *Si le choc est brutal, ils replient leurs pattes sous le corps et se laissent rouler* comme un débris inerte (Pl. 17 en bas). On peut alors les perdre de vue car ils se confondent souvent avec les éléments du milieu. *Allocaeculus catalanus*, hérissé de poils et chargé d'un épais encrassement de cérotégument, passe inaperçu au milieu des débris des couches pelliculaires d'humus brut qu'il fréquente. *Microcaeculus sabulicola* se confond quant à lui, avec les grains de sable.

I – LA CAPTURE DES PROIES

On a toujours considéré les *Caeculidae* comme des Acariens prédateurs, mais il a fallu attendre la publication de SCHWEIZER, 1951, p. 81, pour avoir une description, brève mais satisfaisante, de la façon dont *C. echinipes* Dufour saisit les proies. Il nous a paru souhaitable de compléter cette étude et de proposer des figures.

Source : MNHN, Paris

Le principe est simple.

La première paire de pattes s'abat sur la proie, l'entoure et la presse contre le gnathosoma. Elle est alors perforée et sucée.

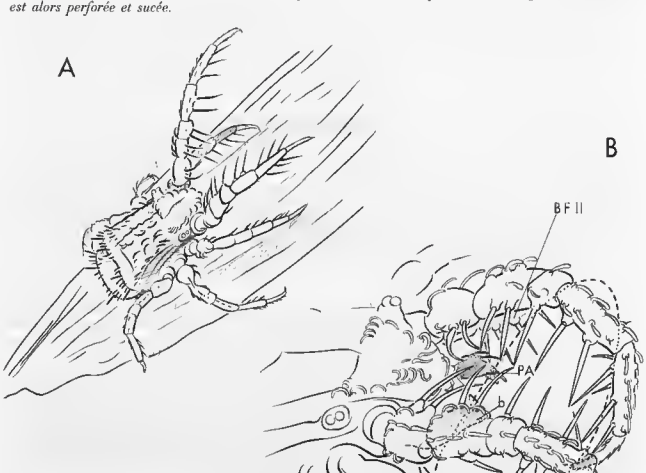


FIG. 101. — La capture des proies chez *Allocaeculus catalanus*. A : Attitude d'attente ; B : Détail des pattes encerrant la proie. Les pattes antérieures constituent une véritable cage articulée qui s'abat sur la proie, l'emprisonne et la presse contre le gnathosoma qui la transperce et la suce ; on remarquera la disposition des poils des alignements (*p*) qui jouent le rôle de barreaux.

Ceci fait intervenir une série d'attitudes et de dispositifs dont l'ensemble constitue un remarquable appareil de capture et de succion, que nous allons étudier chez *Allocaeculus catalanus*. Cette espèce *chasse le plus souvent à l'affût, en mettant à profit sa parfaite immobilité*. Son ***attitude d'attente*** correspond à celle de la figure 101. Le corps est porté par les trois dernières paires de pattes alors que les premières sont relevées et légèrement écartées. L'animal est absolument immobile et ne manifeste aucune réaction si un imprudent Collembole s'avise d'explorer son dos, voire de grimper sur ses pattes. Mais, brusquement, celles-*ci* s'abattent sur la proie qui est entourée et immobilisée. Une telle capture peut même être réalisée au cours de la marche, à l'occasion d'une rencontre fortuite, car les P I conservent toujours une grande liberté. Le poids du corps est presque constamment réparti sur les trois dernières paires de pattes, la première explorant le substrat.

Le mouvement enveloppant des pattes qui s'abattent sur l'animal est favorisé par leur mode

Source : MNHN, Paris

d'insertion sur le corps. Les ouvertures coxales I sont en effet déjà plus hautes que celles des autres pattes et orientées assez nettement vers le haut comme le montrent les différents profils (fig. 10, 11, 16).

Les pattes I constituent l'armature articulée d'une cage qui emprisonne la proie et dont les barreaux sont constitués par les poils spiniformes des alignements v' et v''. Ces poils, qui sont particulièrement développés, et robustes, se répartissent le long de deux alignements latéro-ventraux et sont donc situés théoriquement dans deux plans perpendiculaires. La réalité n'est pas très éloignée, l'angle étant toutefois souvent un peu plus aigu. Comme le plan de l'ouverture coxale n'est pas parallèle au plan horizontal dorsal (*H*), mais légèrement incliné sur le côté et vers l'avant, les alignements subissent une légère rotation par rapport à leur situation primitive, et les poils des alignements *v'* se trouvent relevés de ce fait au niveau d'un même plan horizontal, lorsque les pattes sont étendues parallèlement en avant. Quand les pattes se replient vers la face ventrale, pour entourer la proie, ces poils qui se font face, constituent de véritables barreaux. Lorsque la proie est relativement petite et que les pattes se rapprochent dans leur région distale, ces poils cessent d'être dans un même plan et se dirigent vers l'intérieur du volume entouré par les pattes, contribuant ainsi à maintenir la proie et à la pousser vers le gnathosoma.

Les poils *v''* se situent, quant à eux, au contraire, dans deux plans latéraux verticaux parallèles au plan de symétrie. Le rapprochement des pattes dans leur région distale entraîne des modifications analogues d'orientation.

Le piège articulé qui s'est abattu sur la proie pour l'emprisonner dans *une cage est fermé sur toutes ses faces :*

– la face dorsale est barrée par les poils *v'* du trochanter, du basi et du télofémur ;
– la face antérieure par les poils *v'* du génual ;
– la proie est ramassée en avant, et au-dessous, par le tibia et le tarse ;
– latéralement, ce sont les poils *v''* des différents articles qui assurent le verrouillage ;
– l'obstruction de la face postérieure est assurée par le gnathosoma et par le bord antérieur du stéthosoma dont les épimères I sont plantés d'une rangée de poils qui sont toujours les plus développés de la face ventrale ;
– l'angle mort latéro-postérieur enfin, est encombré par les poils (*v*) des articles proximaux des P II.

Les palpes participent également au maintien de la proie, l'ongle tibial paraissant jouer un rôle capital. *Le gnathosoma constitue un remarquable appareil de succion qui s'enfonce en coin vers le centre de la cage.* Les crochets chélicériens, recourbés vers le haut, déchirent les téguments de la proie dont la substance est aspirée par la pompe pharyngienne. L'étanchéité du système est vraisemblablement assurée par les lèvres et le dispositif de la cavité prébuccale. Le labre avec son ornementation fonctionnelle et sa mobilité (fig. 30 A, B, C) joue certainement un rôle important. On peut supposer qu'il sert à agripper la lèvre supérieure de la plaie et à parfaire l'étanchéité de la prise en la tirant vers le bas.

Les *Caeculidae que nous avons élevés ne semblent pas présenter de spécificité alimentaire bien définie.* Nous les avons nourris à l'aide de Collemboles Poduromorphes extraits d'horizons humifères qu'ils ne fréquentent pas. Ils ont également accepté des Psocoptères ; nous les avons vus consommer des Oribates immatures et les jeunes stases de *Caeculidae* étaient enfin parfois victimes de leurs aînés.

Nous n'avons pas d'idées très précises en ce qui concerne le déterminisme de la capture. Leur réaction n'est pas automatique, même chez les animaux qui ont jeûné pendant plusieurs semaines. *Le réflexe de capture semble toutefois conditionné par la taille de l'animal* qui passe à portée des P I. Ils s'attaquent généralement à des proies nettement plus petites qu'eux.

Le choix de la proie paraît également conditionné *par la dureté des téguments.* Nous avons vu un *Allacaeculus catalanus* rejeter vivement, après l'avoir parfaitement saisi, un Oribate adulte à hystérosoma cuirassé. Par contre, une nymphe d'Oribate est transpercée et sucée sans difficulté.

Nous avons observé à plusieurs reprises le rejet brutal et immédiat d'un Collembole *Paduridae* appartenant au genre *Neanura.* Cet animal a des téguments souples, mais son corps est hérissé de groupes de soies relativement fortes. Ce sont sans doute ces piquants qui lui assurent une certaine protection.

Source : MNHN, Paris

II – LE FOUISSEMENT TRÉPIDANT DE *MICROCAECULUS SABULICOLA*

A) INTRODUCTION

F. PIERRE (1958, p. 236) reconnaît trois catégories chez les fouisseurs :

– les *fouisseurs vrais* ;
– les *mineurs* ;
– les *excavateurs*.

Le fouissement de cette espèce de *Caeculidae* ne donne pas lieu à la construction d'un terrier comme chez les mineurs ou d'une excavation largement ouverte vers le haut telle qu'elle résulte de l'activité des excavateurs. *M. sabulicola s'enfonce dans le sable et le matériau reprend sa place. On doit donc le ranger parmi les fouisseurs vrais*, chez lesquels le mode de fouissement est « la conséquence d'une série de mouvements continus et synchronisés des pattes et du corps aboutissant à une progression régulière dans un matériau peu rigide, reprenant sa place après le passage du fouisseur, donc sans rejet des déblais et sans architecture durable » (F. PIERRE, 1958, p. 236).

COMIGNAN (1938) considère que les différents arthropodes présentent des mouvements de fouissement analogues malgré des dispositions morphologiques parfois opposées. Il y a surtout une contraction du corps, suivie d'une détente, avec intervention de la tête et des pattes. Ces dernières ne jouent cependant aucun rôle chez les larves de Cétoines (R. CHAUVIN, 1941).

Quoi qu'il en soit, les différents mécanismes correspondent toujours à un travail « en force ». *M. sabulicola fait usage d'une technique fort habile* qui lui permet de surmonter le handicap consécutif à des dispositions morphologiques peu avantageuses à priori.

B) MÉCANISME DU FOUISSEMENT TRÉPIDANT

Par un tremblement très accentué, qui affecte surtout la première paire de pattes, il provoque un décalage des grains de sable qui lui permet de s'insinuer dans l'édifice très meuble de l'horizon superficiel de ces sables éoliens d'accumulation. Les pattes II, surtout, repoussent les grains vers l'arrière ou prennent appui sur eux. Les deux dernières paires de pattes, étendues latéralement vers l'arrière, contribuent également à la progression en poussant le corps vers l'avant. *Ce mouvement trépidant offre deux avantages :*

– il provoque un *décalage progressif des grains* de sable permettant ainsi, *autour de l'animal, un véritable cycle de permutation* ;
– *il atténue énormément les frottements* de la masse de sable, permettant au corps de *glisser sans difficultés*.

Lorsqu'il s'apprête à fouir, il recherche avec ses P I le contact de la face latérale du grain, le plus souvent d'assez bonne taille qui constitue un léger relief contre lequel il vient buter. Cette recherche se fait à tâtons, les P I étant déjà animées de tremblements au cours de la marche. Lorsqu'il s'arrête

Source : MNHN, Paris

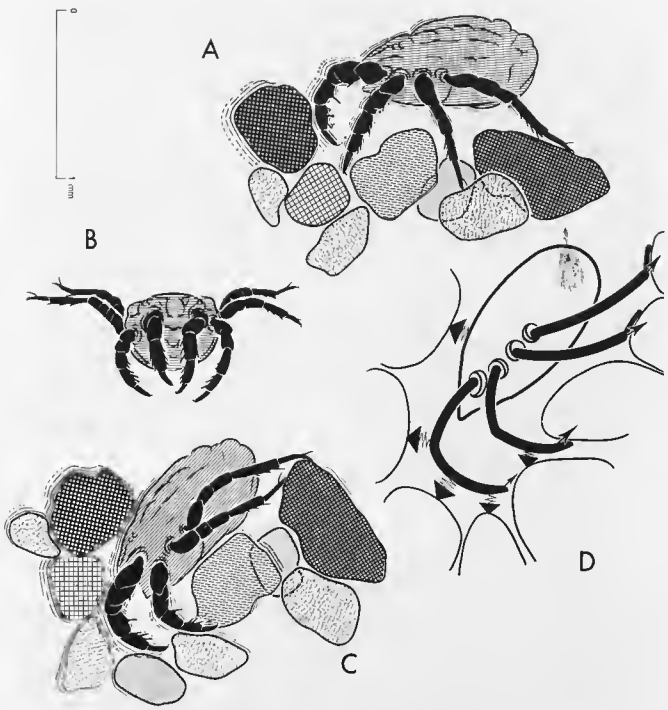


FIG. 102. — Le fouisseurent trépidant de *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952. A, C : Deux phases de la pénétration dans la couche supérieure de sable ; les contours multiples schématisent le tremblement des pattes antérieures et du corps qui « fluidifient » le sable ; les grains correspondent aux contours apparents d'éléments provenant de la station et qui sont figurés à la même échelle que l'animal ; B : Attitude de l'animal vu de face au cours de sa pénétration ; D : Interprétation schématique.

Source : MNHN, Paris

à l'endroit qui semble propice, ces tremblements s'accentuent, se communiquant à tout le corps et prenant pour les premières paires de pattes l'amplitude de véritables mouvements. Les deux dernières paires, écartées latéralement et vers l'arrière, semblent rechercher une assise relativement stable.

Le rôle principal revient aux deux premières paires de pattes. Les P I sont dirigées vers l'avant, relevées légèrement au-dessus du niveau de la carène transversale antérieure de l'aspidosoma. Elles sont arquées vers le bas et presque jointes. Cette attitude n'est pas sans rappeler un peu, celle d'un plongeur. Leur trépidation agit sur le grain hutoir comme une rafale de coups de genoux. Les ébranlements communiqués au voisinage provoquent des décalages qui permettent à l'extrémité des P I de s'insinuer entre deux ou plusieurs grains et d'ouvrir une véritable brèche.

Les P II donnent également des coups en avant et latéralement, *aidant les P I à élargir le passage*, mais leur action consiste surtout à ramener des grains vers l'arrière, provoquant ainsi une avancée, réelle ou relative, en poussant le corps vers l'avant ou en ramenant le sable en arrière.

Les coups donnés en avant et vers le haut par les « genoux » des P I et le déblaiement des P II font basculer l'axe du corps vers le bas. L'angle de pénétration est alors très oblique. Cette rotation du corps autour d'un axe perpendiculaire au plan de symétrie s'arrête au moment où les deux dernières paires de pattes, étant elles-mêmes à demi enfouies, ramènent, par leur poussée, la composante dans la direction de l'axe sagittal. C'est à ce moment que nos observations et le fouissement d'ailleurs, se sont arrêtés.

C) DÉTERMINISME DU FOUISSEMENT

F. PIERRE (p. 236) rappelle que les causes du fouissement qui sont encore mal connues, pourraient être suivant les groupes et les circonstances :

1) l'abaissement ou l'élévation de la température ambiante (J. COMIGNAN, 1926, 1927, recherches de portée générale, L. CHOPART, 1938);

2) l'abaissement ou l'élévation de la teneur en eau ou du degré hygrométrique du milieu (L. CHOPARD, 1938; R. PAULIAN, 1943);

3) le besoin d'aliments (R. PAULIAN, 1943);

4) le géotropisme (R. CHAUVIN, 1941);

F. PIERRE ajoute à cela :

5) l'intensité lumineuse;

6) la maturité sexuelle et la ponte;

7) la nécessité de contacts étroits avec des particules solides.

Il semble difficile d'établir la part de chacun de ces facteurs.

Chez *Microcaeculus sabulicola*, les causes du fouissement sont également très certainement multiples. Une étude sur le terrain de leur rythme d'apparition en surface et une évaluation précise en diverses circonstances de la profondeur de leur enfouissement constituent des éléments de base qui restent à établir parallèlement à une étude micrométéorologique.

Nous cherchions avant tout à étudier, au cours de cette première approche, le mécanisme du fouissement qui est vraisemblablement le même dans tous les cas. Il fallait pouvoir le déclencher à volonté dans le champ du microscope stéréoscopique. Nous avons essayé plusieurs facteurs (éclairement, chaleur, dessèchement...) et c'est le plus pratique qui s'avère en même temps le plus efficace et peut-être le plus instructif : ***le courant d'air***.

Le dispositif expérimental est très simple : Il suffit de faire marcher les animaux sur du sable, provenant de la station type, placé dans une salière éclairée dans le champ du microscope stéréoscopique. Les parois de verre empêchent toute évasion, et le phototropisme positif des animaux permet de donner à cette mini-plage, des dimensions infinies. Il suffit pour cela de faire pivoter la salière de manière à guider, à notre guise, l'animal qui se dirige toujours face à la lumière. *Un souffle léger balayant la*

Source : MNHN, Paris

surface du sable déclenche alors le plus souvent le fouissement presque immédiatement. Si l'on arrête le courant d'air, l'enlisement s'arrête alors que le corps est à demi enseveli. On peut alors provoquer la reprise du fouissement en soufflant mais il cesse dès que l'animal est complètement à l'abri du courant d'air et une mince couche de grains semble suffisamment efficace.

Il s'agit donc d'un ensevelissement de protection, un fouissement de panique lorsqu'il y a alerte au vent. Il s'agit d'une *protection vitale* pour *M. sabulicola* qui doit rester dans les couches particulièrement meubles des sables éoliens d'accumulation, qui sont seuls susceptibles de se prêter à la technique du fouissement trépidant. Si les *Caeculidae* restaient en surface, ils seraient arrachés par le vent et, en raison de leur faible densité, transportés plus loin que les grains de sable et retomberaient dans un domaine qui ne leur convient pas.

Mais ce déclenchement du fouissement n'intervient que si les conditions s'y prêtent ; ***granulométrie et cohésion*** *sont alors à considérer.* Placé sur du sable grossier, *M. sabulicola* se glisse entre les grains comme dans un micro-éboulis en paraissant y chercher refuge. Sur un sable nettement plus fin, dont le diamètre est compris entre 0,1 et 0,25 mm, nous n'avons pas obtenu le fouissement. L'animal s'arrête pour fouir et tourne en vain sur lui-même en tapotant le substrat.

Si l'on recouvre ce sable d'une mince couche de sable de la station, le fouissement commence et l'animal l'abandonne dès qu'il rencontre l'horizon de sable fin. En conclusion, il y a vraisemblablement des raisons mécaniques. Le sable fin est plus fluide que celui qui est un peu plus grossier et les grains ne fournissent pas à l'animal les mêmes appuis et les mêmes interstices ; de plus, le déblaiement est moins efficace. Bien des questions restent en suspens, il y a peut-être un rapport entre taille des grains et celle de l'animal. Mais alors quel est le comportement des immatures qui sont beaucoup plus petits que les adultes ?

Les exigences de *M. sabulicola*, envers les qualités du sable, paraissent assez précises dans le domaine de la mobilité et de la granulométrie de celui-ci, pour permettre d'expliquer sa distribution. Au cours du prochain chapitre, nous envisagerons sa répartition zonale parallèlement à la côte. Une exploration systématique le long du littoral du Golfe du Lion fera peut-être apparaître dans sa distribution des lacunes que le mode d'alluvionnement et les exigences éthologiques nous permettront de comprendre.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

ÉCOLOGIE

I – INTRODUCTION. PRINCIPAUX TYPES D'HABITAT

Les *Caeculidae sont des animaux avant tout xérophiles, qui présentent une évidente prédilection pour les milieux pauvres secs, bien drainés, découverts, ensoleillés, et peu protégés des rigueurs climatiques.* C'est l'impression générale que l'on retire de la lecture des indications de récoltes concernant les différentes espèces et qui se confirme lorsque l'on entreprend de les rechercher soi-même.

La référence la plus commune est : « sous des pierres, dans un endroit sec et ensoleillé ». Ces pierres reposent d'ailleurs la plupart du temps à même le rocher ou tout au plus sur un sol très dégradé.

La roche mère nue leur propose deux principaux types d'habitat :

– les pierres des ***éboulis*** ou les cailloux retenus sur les replats et les ***lithoclases***.

On les rencontre également dans les premiers stades de colonisation des rochers par la végétation :

– ils peuplent des ***tapis de mousses*** rases et les revêtements de ***lichens foliacés*** ;
– d'autres trouvent un biotope à l'abri des ***plaques épaisses ou coussinet*** qui retiennent sous elles des éléments minéraux pulvérulents mêlés à une faible quantité d'***humus brut***.

On pense évidemment en pareil cas à un *substrat massif de nature cristalline ou calcaire*, de la roche au sens commun du terme. C'est effectivement le mode de gisement habituel. Nous avons toutefois trouvé au Maroc des conditions d'habitat semblables réalisées sur un *substrat compact de nature argileuse*. Il s'agit d'une mince couche d'humus brut accumulé à l'abri de touffes d'*Artemisia herba alba* Asso qui présente, avec le croûte édaphique, une discontinuité structurale comparable à celle que l'on remarque sur une roche massive. Cette armoise constitue une nappe dans les dépressions argileuses à quelques kilomètres de Midelt au pied du col « Tizi'n Talrhemt » à 1 560 mètres d'altitude.

Le sable est également une roche susceptible de les héberger dans des conditions, tout compte fait, assez comparables. *Sur les dunes littorales*, ils affectionnent particulièrement les endroits où la végétation est peu épaisse avec une *mince pellicule épipsammique d'humus brut et* où la mobilité du sable leur permet de trouver refuge.

Lorsque la végétation accentue son recouvrement sur les ***lithosols***, on peut encore rencontrer des *Caeculidae* ; mais ils se font généralement de plus en plus rares. On peut en récolter dans les formations steppiques, semi-arides, dans les cailloutis et les débris, autour des touffes de graminées.

Une épaisse couche de litière sur un sol bien constitué ne leur convient pas. Lorsqu'on les trouve dans une litière, celle-ci est pratiquement toujours mince, sèche, dans un endroit chaud ensoleillé et

Source : MNHN, Paris

sur un sol caillouteux ou compact, voire même sur des rochers. *Un fort ensoleillement et un bon drainage* constituent deux facteurs également indispensables.

On ne rencontre pas de Caeculidae sur les rochers et dans les lithosols des versants ombragés et humides.

Ces prédateurs vivent dans des milieux où, de toute évidence, les proies n'abondent pas, aussi ne devra-t-on pas s'étonner de les rencontrer généralement en petit nombre. Le plus souvent les récoltes font état de 1 à 3 spécimens. Il est cependant bien connu que l'animal rare n'existe pas et qu'il a seulement une localisation précise. Nous verrons effectivement que *Microcaeculus sabulicola*, *M. steineri delamarei* n. ssp., et *C. echinipes*, peuvent dans certains biotopes constituer même l'élément le plus important de la population, à tel point d'ailleurs, que l'on se demande comment ils font pour se nourrir !

Le record, qui nous a d'ailleurs fortement surpris, appartient à la récolte que G. C. LOOTS et P. A. J. RYKE, 1966 ont faite près de Potchefstroom en Afrique du Sud avec 494 spécimens de *Caeculidae* sur une surface de 1 m² seulement. Une telle densité présente pour l'instant un caractère exceptionnel. Rappelons, en prenant un autre exemple hors d'Europe (COINEAU, 1967, p. 56) que 4 m² de coussinets de *Raoulia australis* (Pl. 5) n'avaient livré, en Nouvelle-Zélande qu'une soixantaine d'individus de *Neocaeculus luxtoni* Coineau (Malcolm LUXTON leg.). Enfin nous n'avons jamais récolté un grand nombre de spécimens de *Allocaeculus catalanus* Fr. ou de *Microcaeculus hispanicus* Fr. par exemple.

Les rochers nus et les sols dégradés, livrés aux intempéries qui sont susceptibles d'héberger des *Caeculidae* se rencontrent d'une part *en haute montagne, et d'autre part à faible et moyenne altitude dans les régions arides*, semi-arides et tempérées chaudes et sur leurs côtes.

On distingue ainsi en Europe trois domaines principaux :

— *les diaclases et les éboulis des adrets des étages subalpins* et alpins à *Caeculus echinipes* ;

— *les dunes littorales des régions méridionales* avec les espèces psammophiles du groupe de *Microcaeculus sabulicola* ;

— *les rochers (lithoclases) et les pierres (cailloutis, éboulis), les humus bruts pelliculaires et les lithosols* des régions arides ou semi-arides.

Ces dernières conditions stationnelles *sont très fréquemment réalisées en région méditerranéenne. Leur limite septentrionale est mal connue et assez difficile à définir.* Leur distribution dans la région marginale est lacunaire ce qui dénote vraisemblablement un caractère relictuel.

La découverte de *C. echinipes* par FRANZ sur la côte atlantique au Nord-Ouest de l'Espagne suscita à cet auteur de telles réflexions. Nous fûmes, quant à nous, particulièrement surpris lorsque le Professeur W. KUHNELT nous conduisit dans la station (Pl. 7) où il récolta *Allocaeculus relictus* Fr. et *Microcaeculus austriacus* Fr. dans la partie méridionale de la verdoyante forêt viennoise au Frauenstein près de Mödling. KUNHELT (1957, p. 194 et suivantes) donne d'ailleurs une description de cette station, basée en grande partie sur le travail de KUBIENA (1943) qui traite des phases de colonisation sur ces rochers dolomitiques.

Tout récemment enfin Harald PIEPER (1970) a récolté *Microcaeculus austriacus* en trois endroits différents dans l'Unterfranken (Bavière septentrionale, Allemagne). Il s'agit dans ces deux cas d'un lithosol calcaire où l'on note la présence de plantes et d'animaux xéro et thermophiles.

En voyant ces stations marginales, on a vraiment l'impression que les *Caeculidae* ne les coloniseraient pas dans des régions plus méridionales. Elles constituent un pis-aller, et c'est peut-être là, une définition, certes simpliste, de la station relictuelle.

Les pays du Bassin occidental de la Méditerranée, et plus particulièrement *les Pyrénées-Orientales et la Corse offrent toute la gamme des biotopes favorables en Europe, aux Caeculidae.*

• *Microcaeculus sabulicola* est, comme son nom spécifique le souligne, une forme *psammophile* que l'on rencontre dans les sables et les *dunes littorales.*

• *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., est une sous-espèce géographique dont nous ne connaissons pour l'instant qu'une station (rochers de Font Estramer à 12 km au Nord de Perpignan) au sein de laquelle elle semble présenter des exigences très strictes. C'est une *forme lapidicole.*

Source : MNHN, Paris

Les trois autres espèces peuvent se rencontrer ensemble, mais pour chacune d'elles, les conditions optimales sont différentes.

• *Caeculus echinipes* est une *forme de haute montagne* qui se trouve sous les pierres, dans les *éboulis* et que nous avons récoltée en assez grand nombre dans les lithoclases ménagées sous les ***plaques gélives*** des rochers gneissiques. C'est le seul *Caeculidae* que nous ayons récolté au-dessus d'une altitude que nous pouvons fixer approximativement à 1 500 m. Par contre, nous l'avons *trouvé plus bas* en compagnie de *Allocaeculus catalanus* dans des conditions encore relativement fraîches comme les rochers calcaires du fond de la vallée de Thués-les-Bains (rec. CLARA, FONS). Nous avons enfin eu la surprise de les rencontrer ensemble *au niveau des étages eu-méditerranéens* à *Quercus ilex*, dans les éboulis de cipolins, situés au-dessus de la Grotte de Pouade (7 km à l'Ouest de Banyuls, orientation S.-E., altitude 120 m) et sous les cailloux de la falaise de calcaires massifs urgo-aptiens de Font Estramer en compagnie de *M. steineri delamarei* n. ssp. Dans cette dernière station *C. echinipes* est tout de même très rare (1/300).

La récolte simultanée de ces trois genres a également été faite en Roumanie dans les lithoclases de la vallée de Bahna (rec. T. ORGHIDAN, 13/VI/1966).

• *Allocaeculus catalanus* se trouve donc dans les *lithocluses et sous les pierres.* Mais on le rencontre assez régulièrement dans les *minces litières* riches qui s'accumulent sur les rochers ou sur les lithosols au pied ou à l'abri *des xérochamaephytes* des associations végétales ouvertes. Dans cet humus brut, sec et mince, c'est le plus souvent le seul *Cueculidae* que l'on rencontre.

• *Microcaeculus hispanicus* se trouve généralement à moyenne et basse altitude, dans les endroits où la végétation est très réduite : mince couche de mousses rases ou de lichens saxicoles, voire même absente — (petites cuvettes à cailloutis, lithoclases) —. Ce dernier biotope semble lui convenir particulièrement bien.

Au cours de cette brève introduction à l'écologie des *Caeculidae*, il n'est pas dans notre propos de donner une étude complète dans ce domaine, mais plutôt de brosser, à grandes touches, le tableau des différentes ambiances qui semblent convenir particulièrement à ces animaux. *Nous avons donc choisi pour chacune de ces espèces une station particulièrement florissante à titre d'exemple.* Nous donnons un bref aperçu de l'environnement végétal qui constitue pour les travaux d'écologie animale un précieux canevas. Dans certains cas, les *Caeculidae* auront un rapport direct avec les plantes (*Allocaeculus catalanus*), ou montreront avec elles un certain parallélisme dans leur répartition (*M. sabulicola*). D'autres, par contre, se trouveront sur les rochers, complètement isolés de la végétation (*M. st. delamarei* n. ssp.). La couverture végétale voisine fixera une ambiance et l'on procèdera en quelque sorte par extrapolation écologique.

II – *MICROCAECULUS SABULICOLA*, *CAECULIDAE* SABULICOLE DES DUNES LITTORALES

A – LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE – HISTOIRE GÉOLOGIQUE RÉCENTE – CLIMATOLOGIE GÉNÉRALE SOMMAIRE

La station que nous avons choisie comme exemple se situe sur le ***cordon littoral*** ou ***lido*** qui sépare l'étang de Canet de la mer. Cette lagune saumâtre se trouve en bordure de la plaine du Roussillon qui résulte du remblaiement progressif d'un golfe pliocène, installé dans une zone d'effondrement qui se produisit au Nord des Albères au moment du paroxisme alpin, vers la fin du Miocène.

Source : MNHN, Paris

Les alluvions entraînées dans une mer sans marée appréciable s'accumulèrent aux embouchures et ces atterrissements servirent d'ancrage à des sables que vents et courants étirèrent le long de la côte, constituant une barrière qui sépara de la mer, une guirlande de lagunes, que rivières et fleuves s'employèrent à combler. Ce processus se répéta plusieurs fois et le rivage se déplaça progressivement vers l'Est. Cette côte plate sableuse qui offre actuellement un tracé Nord-Sud quasi rectiligne, était encore très instable et mal définie à une époque relativement récente, puisque en 400 Av. J.-C., les navigateurs phéniciens lui donnaient le nom de « rivage cinétique » (d'après G. Freixe, 1905 et G. Laurent, 1932). D'autre part, au Moyen-Âge, un certain nombre d'étangs subsistaient encore à l'intérieur des terres comme en témoigne le cartulaire d'Elne et le caractère halophile de la végétation des bas-fonds des environs de Bages ou de la dépression de Villeneuve-de-la-Raho.

Les conditions climatiques sont particulièrement rudes sur cet étroit cordon littoral balayé par les vents violents chargés de sel, à l'action desquels s'ajoutent le déficit du bilan hydrique estival et un intense ensoleillement. Ce caractère méditerranéen du climat est mis en relief par le climatogramme du type GAUSSEN modifié par WALTER correspondant à la station balnéaire de Canet-Plage située à 2 km au Nord de la région qui nous intéresse.

BAUDIÈRE et coll. (1970) qualifient à juste titre cette côte de « milieu tyrannisé par les vents ».

— Le plus fréquent est la « ***Tramontane*** » qui souffle du N-N/W pendant en moyenne 70 % de la période venteuse.

— Le « ***marin*** » qui se manifeste beaucoup moins souvent, souffle de l'E-S/E.

BAUDIÈRE (et coll.) donnent sur leurs tableaux n^os^ 2, 3 et 4 les résultats des observations effectuées à l'aérodrome de Perpignan-Llabanère de 1957 à 1968. Cette station météorologique se trouve également dans la plaine du Roussillon à 15 km au Nord-Ouest du lido de Canet, dans un endroit dégagé, et aucun relief important ne les sépare. Nous retirerons de ces données simplement quelques exemples à titre indicatifs.

Ainsi en 1966, la Tramontane a soufflé pendant 220 jours à plus de 10 m/s (36 km/h) dont 159 jours à une vitesse supérieure à 16 m/s soit 57,6 km/h. La moyenne des maxima mensuels fut de 32 m/s soit 115,2 km/h. Des vitesses de l'ordre de 40 m/s (144 km/h sont notées presque chaque année, et en avril 1958, le vent atteint la vitesse de 50 m/s (180 km/h).

BAUDIÈRE et SIMONNEAU (1968, Vie-Milieu) ont montré, à l'aide d'éprouvettes de captage HACHE, que le « marin » n'avait pas l'exclusivité du transport des particules salées. En 1966 il a transporté 39,748 g/m² de Cl Na. *Ces deux vents contribuent donc à maintenir une certaine atmosphère saline au-dessus du cordon littoral.*

B – DYNAMIQUE ET STRUCTURE DE LA DUNE

Pour bien comprendre le mode de répartition du sable et les conséquences que cela entraîne dans la distribution des animaux, il convient *d'envisager la dune du point de vue biodynamique* en considérant qu'elle figure un certain état d'équilibre perpétuellement remis en cause et résultant de l'interaction des trois éléments du « ***triniôme dynamique*** » ***de KUHNHOLTZ-LORDAT*** : le *Sable*, le *Vent* et l'*Obstacle*. Précisons dès maintenant que cet obstacle est vivant et qu'il est constitué par la végétation psammophile. C'est à KUHNHOLTZ-LORDAT qu'on doit l'ouvrage le plus classique sur la végétation des dunes du Golfe du Lion (1923). LAURENT G. (1932) l'a repris dans le chapitre consacré aux dunes du Roussillon, en apportant quelques précisions de caractère local. La publication la plus récente est l'œuvre de BAUDIÈRE (et coll.) (1970, sous-presse). Ces auteurs ont le mérite d'établir un *parallélisme entre les caractères de la couverture végétale et la granulométrie.*

Le sable déposé sur la plage par la mer est livré au vent qui le dessèche, le trie, l'arrache et le transporte. *Agropyrum junceum* subsp. *littoreum est une graminée pionnière* qui réussit à pousser en bordure de la plage où elle constitue une pelouse clairsemée qui ondoie sous le vent. Celui-ci se trouve ralenti et le sable, qui lui échappe, s'accumule au pied des *Agropyrum*. Mais ces plantes ne donnent

Source : MNHN, Paris

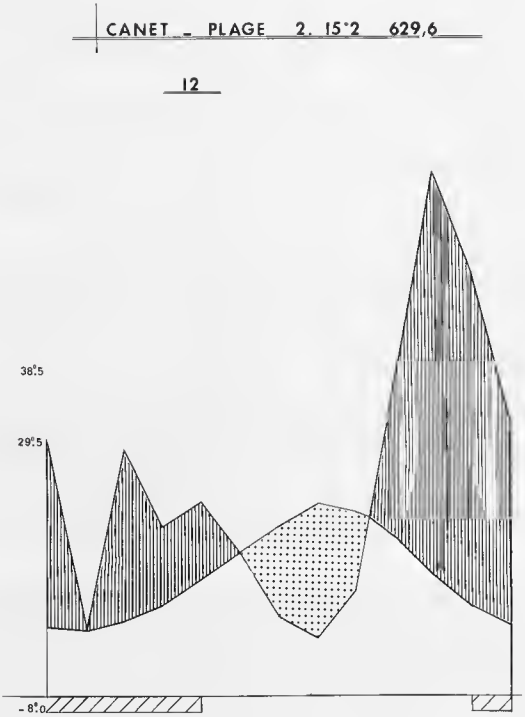


FIG. 103. — Climatogramme de Canet-Plage (d'après BAUDIÈRE et Coll. 1970).

Source : MNHN, Paris

lieu qu'à des amoncellements tahulaires de faible puissance que viennent consolider des nappes de *Medicago maritima* (Papilionacée). C'est l'*Agropyretum*. En fait *la seule plante réellement capable de faire surgir la dune est sans conteste ici Ammophila arenaria*. Ses tiges souterraines émettent des rameaux qui se dressent, provoquant la chute du sable que les racines accaparent. La touffe progressivement ensevelie meurt, mais ses rejets autonomes se dressent alors au-dessus du sable. La plante lutte contre l'ensevelissement, et, masochiste, le sollicite à nouveau. Le monticule s'élève, confluc avec d'autres constituant un cordon grossièrement parallèle au rivage : la ***dune***. *D'autres plantes profitant de cette accumulation de sable, contribuent à la stabiliser*, en s'étalant en *nappe protectrice* comme le *Medicago marina*, ou constituant une véritable armature comme *Echinonophora spinosa*. C'est l'*Ammophiletum*. Cet *Ammophiletum* jeune, issu de l'*Agropyretum*, repousse ce dernier vers l'insécurité du bord de la plage. La couverture végétale des dunes d'Ammophiles s'étoffe, *le massif dunaire devient plus stable et l'apparition d'Ephedra distachya marque la fin* de l'*Ammophiletum, et le passage à* l'*Ephedretum* qui constitue, selon BAUDIÈRE (et coll.), sur les sables siliceux du Roussillon, l'homologue du *Crucianelletum* que l'on rencontre sur les sables calcaires plus au Nord.

KUHNHOLTZ-LORDAT (1923) opposait alors ***la dune vivante*** à Ammophile, à ***la dune morte*** qui correspond à cette nappe chaoteuse colonisée par les groupements à *Corynephorus canescens, Ephedra distachya, Alkanna tinctoria, Dianthus catalaunicus*. BAUDIÈRE (et coll.) (1970) préfère, avec justes raisons, rejeter le qualificatif de *morte* car les sables fins arrachés par la Tramontane dans des associations très ouvertes se trouvent captés par les réseaux des *rameaux entrelacés des Ephedra*. Cette Cnétale qui forme d'importants peuplements et qui est capable de lutter contre l'ensevelissement, *édifie des dunes génétiquement différentes des dunes à Ammophila*. Ces dernières correspondent bien à une édification primaire qui est l'œuvre du vent *marin* et de l'Ammophile, avec le sable de la plage. La dune à *Ephedra* est, au contraire, une modification secondaire apportée à la dune stabilisée par la Cnétale avec le concours de la *Tramontane* qui arrache le sable fin des espaces découverts des groupements à *Corynephorus canescens*.

Cette dernière remarque nous amène à aborder l'étude de *la granulométrie qui n'est pas uniforme du fait de cette intervention secondaire de la Tramontane*.

Corynephorus canescens est une graminée qui constitue de petites touffes compactes largement séparées par du sable nu (Pl. 12). Celui-ci se trouve alors soumis à un ***vannage éolien*** qui l'enrichit en surface en éléments grossiers. L'examen des diagrammes qui traduisent les pourcentages de grains dans les différentes classes de taille, montre la différence qui existe entre les sables fins de l'*Ammophiletum* et de l'*Ephedretum* et les sables relativement grossiers du *Corynephoretum*. La comparaison des diagrammes granulométriques effectués dans ce dernier groupement à deux niveaux différents permet de saisir l'enrichissement relatif de la surface en gros éléments.

Nous allons parcourir la dune d'Est en Ouest, au Nord du grau[1] *de l'étang de Canet, et réaliser ainsi un transect schématisé figure 104.* Il constituera le cadre dans lequel nous situerons les populations de *Microcaeculus sabulicola* Fr.

L'endroit que nous avons choisi, a été vraisemblablement le théâtre de *bouleversements récents*. La mer, à l'occasion de tempêtes violentes, a sapé la dune stabilisée et il s'est ainsi constitué une microfalaise de sable que l'on aperçoit en arrière plan sur la planche 9, en bas. L'*Ephedra* déchaussé la recouvre comme une draperie, et constitue un manteau protecteur. Ce relief marque la limite entre la dune mobile et la dune stabilisée. Cette forme d'érosion doit être assimilée à ce que KUHNHOLTZ-LORDAT a nommé une « ***fausse caoudeyre*** ». Les ***dunes de comblement***, qui s'organisent entre la plage et cette micro-falaise, correspondent à l'*Agropyretum* et à l'*Ammophiletum jeune*.

— ***La plage*** qui est balayée par les hautes mers est aphytique.

— En se déplaçant vers l'Est, on rencontre un cordon de débris divers, de végétaux et bois flottés qui constituent les ***laisses de mer*** (au premier plan sur la photographie, Pl. 9, en bas).

— Viennent ensuite quelques plantes éparses telles que *Cyperus schoenoides*, et les premiers pieds d'*Agropyrum junceum* sub. sp. *littoreum* font leur apparition et s'organisent en ***pelouses clairsemées***. Leur présence est déjà suffisante pour ralentir les filets d'air et intercepter le sable fin. On ne man-

1. Grau : Ouverture dans le lido au niveau de laquelle l'étang est mis périodiquement en communication avec la mer, les échanges d'eau ayant lieu dans les deux sens.

Source : MNHN, Paris

quera pas d'être surpris par la différence de granulométrie qui existe entre les espaces aphytiques et l'*Agropyretum*. C'est le fait du vannage éolien. Le relief de la dune s'élève légèrement en plateau irrégulier couvert d'un peuplement d'*Agropyrum junceum* sub. sp. *littoreum* et d'un réseau lâche de *Medicago marina*. On y remarque également, *Malcouia littorea*, *Echinophora spinosa*, etc... (cf. BAUDIÈRE et coll., p. 15).

Par-ci par-là, des ***monticules*** s'élèvent qui sont toujours couronnés par une touffe d'*Ammophila arenaria* sub. sp. *arundinacea* qu'accompagnent un certain nombre de plantes telles que : *Agropyrum junceum* sub. sp. *littoreum*, *Malcomia littorea*, *Reseda alba*, *Echinophora spinosa*, *Medicago marina*, pour ne citer que les plus fréquentes.

Lorsqu'on franchit la ***falaise de sable***, on se retrouve sur ***une pelouse*** *constituée* presque essentiellement *par l'extrémité des rameaux de cet arbuste ensablé qu'est l'Ephedra distachya*. Sur une assez large bande (Pl. 11, en haut) son recouvrement est presque absolu. Le lacis de ses rameaux *retient un humus brut* épipsammique, dont *l'épaisseur peut être faible et le recouvrement lacunaire. Parfois*, au contraire, cette accumulation est plus importante et l'on se trouve en présence d'*une ébauche de sol bien constitué*. Quelques plantes l'accompagnent (*Lagurus ovatus*, *Pancratium maritimum*, *Paronychia argentea*, etc...).

L'*Ephedretum* se situe à cet endroit sur un plateau qui s'incline doucement vers l'Ouest et conduit à une légère dépression enrichie superficiellement en éléments grossiers et où l'on rencontre les groupements à :

Corynephorus canescens ;
Alkanna tinctoria ;
Diauthus catalaunicus.

L'*Ephedra constitue presque partout la trame de fond de la couverture végétale*. Son importance relative est toutefois variable ; elle va du recouvrement absolu à l'absence totale. Certaines buttes sont essentiellement recouvertes par un épais manteau de rameaux de la Cnétale, alors que les dépressions à *Corynephorus* en sont absolument dépourvues. La nappe d'*Ephedra* est donc plus ou moins peuplée d'espèces compagnes, les plus abondantes étant *Diantlus catalaunicus* et *Corynephorus canescens*. Par endroit, un lichen, *Cladouia eudiviaefolia* constitue sous les rameaux, une couche continue et relativement épaisse.

Puis on arrive brusquement au bord de la dépression où s'étend la lagune saumâtre. On quitte alors le sable poreux pour aborder le ***domaine des sables colmatés par des limons salés***, qui constituent, autour de l'étang, une auréole que l'on nomme « ***sansouire*** », et qui du point de vue de la végétation, correspond à la classe *Salicornietea* Braun-Blanquet et Tuexen. Son importance varie selon les endroits, elle est particulièrement étroite au niveau de notre transect. Lorsqu'elles sont agitées, les eaux de l'étang rejettent des débris végétaux qui constituent les ***laisses d'étang***, désignées localement sous le vocable de « poille ». Les eaux rejettent également des coquilles de *Cardium* qui sont si abondantes qu'elles constituent un véritable ***sable coquillier***. La lagune est bordée par une couronne de *Phragmites communis* et çà et là tout près du bord, poussent des groupes de *Tamarix gallica*.

Nous avons refait le même transect à la recherche de *Microcaeculus sabulicola* Fr.

• Nous ne l'avons *jamais recueilli dans* nos prélèvements de *sables aphytiques sur la* ***plage***. Il ne semble pas vivre dans *les sables sous les laisses de mer*. Malheureusement, ce milieu est régulièrement détruit lors du nettoyage de la plage qui se trouve chaque année de plus en plus envahie par le flot des estivants. La destruction périodique de ce biotope qui était fortement peuplé au printemps, est certainement en relation avec le récent appauvrissement de la faune entomologique.

• *Par contre, dès que l'on atteint l'****Agropyretum*** et l'***Ammophiletum***, *on se trouve en présence des populations de Caeculidae les plus denses du lido. Le sable* qui est *fin, très mobile*, est marbré en surface par des *dépôts pelliculaires d'humus brut épipsammique*. Les animaux ont été extraits, au Berlèse enfumé, des débris recueillis par lavage du sable. Afin d'établir des comparaisons entre les divers prélèvements, l'extraction a porté chaque fois sur une surface homogène de 1 m². Nous avons distingué deux niveaux :

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

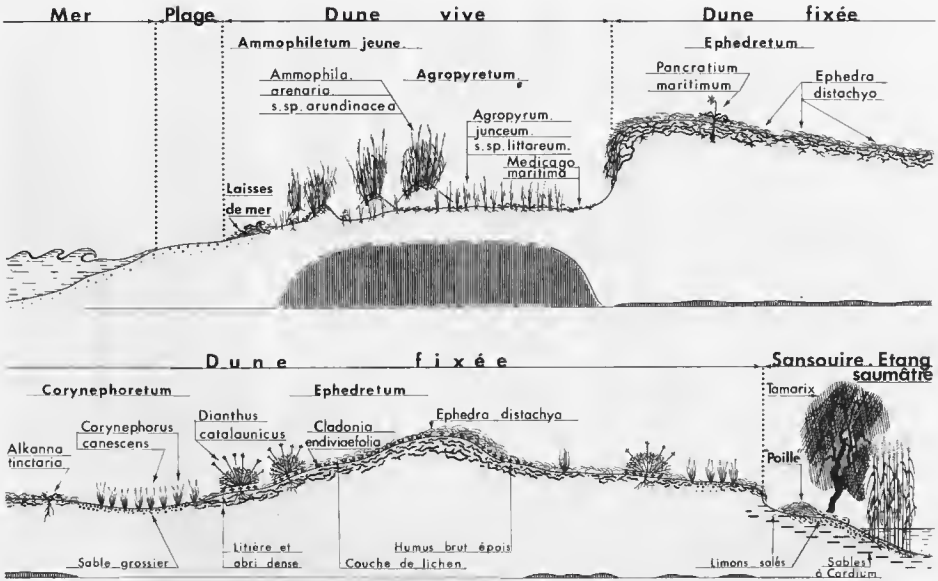


FIG. 104. — Transect effectué sur le Lido de l'étang de Canet, au nord du grau, à un endroit où la Sansouire est peu développée, la mer étant à gauche et la lagune à droite lorsque l'on regarde vers le sud. La moitié inférieure doit être imaginée à la suite de la coupe du haut. Il s'agit évidemment d'une figuration théorique sur laquelle nous faisons apparaître, d'une part, l'importance relative des populations de *Microcaeculus sabuliceola* Franz 1952, traduite par l'amplitude de la bande hachurée verticalement, et, d'autre part, les principales causes de leur absence ou de leur rareté que nous avons rassemblées dans le demi-transect inférieur.

— la couche superficielle 0 — 3 cm;

— la couche profonde au-dessous de 3 cm. La quasi totalité des animaux a été extraite de la couche superficielle.

• La pente abrupte et aphytique de la micro falaise n'a livré que quelques rares *Caeculidae*.

• ***Le gazon d'Ephedra*** du plateau marginal, ou des buttes de l'intérieur, *peut également héberger des Caeculidae, contrairement aux dépressions à sable grossier du Corynephoretum* par exemple. Dans ce dernier cas, le taux de recouvrement n'étant pas en cause, on est en droit de supposer que *c'est la granulométrie qui intervient*. Ces animaux qui sont de véritables fouisseurs ne peuvent pas s'accommoder des graviers qui constituent la couche superficielle des espaces nus de *Corynephoretum* (Pl. 12, en haut).

Les différences de peuplement qui existent entre les zones à *Ephedra* ne trouvent pas leur explication dans des différences de granulométrie. Celle-ci est évidemment variable d'une butte à l'autre, mais il n'y a jamais de gros éléments en surface.

La densité du lacis d'Ephedra, et l'épaisseur de la couche d'humus brut semblent au contraire déterminants. Microcaeculus sabulicola se rencontre sous les nappes lâches d'*Ephedra*, où le sable nu apparaît par place, et où la couche de débris reste faible et lacunaire. On ne l'y récolte toutefois jamais en grand nombre. Par ailleurs, lorsque le manteau d'*Ephedra* se fait plus dense, et lorsqu'il retient une bonne couche de débris organiques, *les Caeculidae* se font de plus en plus rares. Il arrive même qu'on n'en rencontre pas :

— Sur certaines buttes d'*Ephedra*, le sable est entièrement recouvert, sous le lacis des rameaux de cette Gnétale (photo. du bas, Pl. 12) par une *couche d'un lichen foliacé* assez caractéristique des lieux arides et chauds des bords de la Méditerranée : *Cladonia endiviaefolia* Dicks.

— *Les touffes du Dianthus catalaunicus* provoquent à leur voisinage, l'accumulation d'une mince auréole de sable fin (Pl. 12, *s.f.*) et retiennent sous elles une bonne couche d'humus brut. Ces abris, qu'offrent ces plantes en coussinet, constituent autant d'oasis très recherchées par la faune entomologique (DAJOZ, p. 13, tabl. IV, 1960) et par les entomophages que sont les *Scarites gigas* ou les *Psammodromus hispanicus* (Saurien *Lacertidae*). Un milieu couvert et aussi riche *ne couvient pas à Microcaeculus sabulicola*.

• Puis on arrive à la ***dépression limoneuse salée*** qui borde l'étang et qui constitue la sansouire à *Salicornia*, le *Salicornietum*. *Les Caeculidae sont absents sur ce terrain compact*. La mobilité du sable semble également être l'un des facteurs qui règle leur répartition.

Microcaeculus sabulicola Fr. *habite donc les sables fins mobiles ou semi mobiles du lido, dans les zones où la végétation présente une couverture largement lacunaire et où l'humus brut épipsammique constitue une couche relativement mince et discontinue. Cette espèce semble fuir les recouvrements denses, les litières relativement épaisses, les sables argilo-limoneux compacts et les sables grossiers. C'est un fouisseur sabulicole assez strict.*

À la lumière de cette première approche, une étude plus précise de ses exigences écologiques, notamment dans le domaine de la granulométrie, pourra être entreprise le long des côtes du Languedoc-Roussillon. Nos récoltes, encore trop insuffisantes, nous laissent entrevoir une fourchette optimale qui correspondrait grossièrement aux sables à Mystacocarides (DELAMARE, 1960). Son absence dans les sables grossiers tels que ceux d'Argelès-Plage est une quasi certitude. Nos récoltes sur les sables calcaires du nord du Golfe du Lion devront être reprises. Il se peut qu'à la manière d'autres sabulicoles fouisseurs, ils connaissent, pour la granulométrie, une limite inférieure.

Source : MNHN, Paris

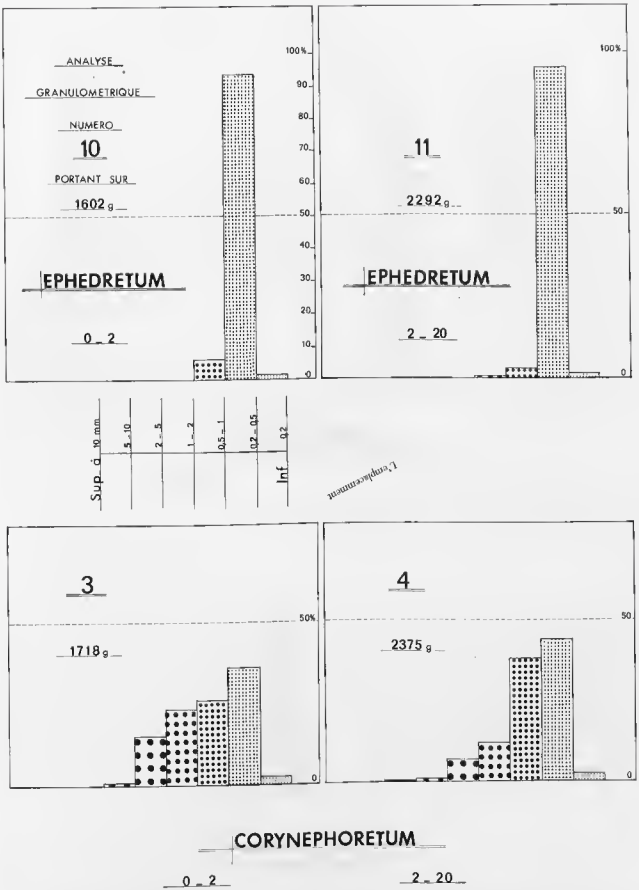


FIG. 105. — Diagrammes granulométriques se rapportant à des formations de la dune fixée. On remarquera les différences considérables qui existent entre l'*Ephedretum* à sable fin qui convient à *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 et le sable grossier du *Corynephoretum* dans lequel on ne le rencontre pas.

Source : MNHN, Paris

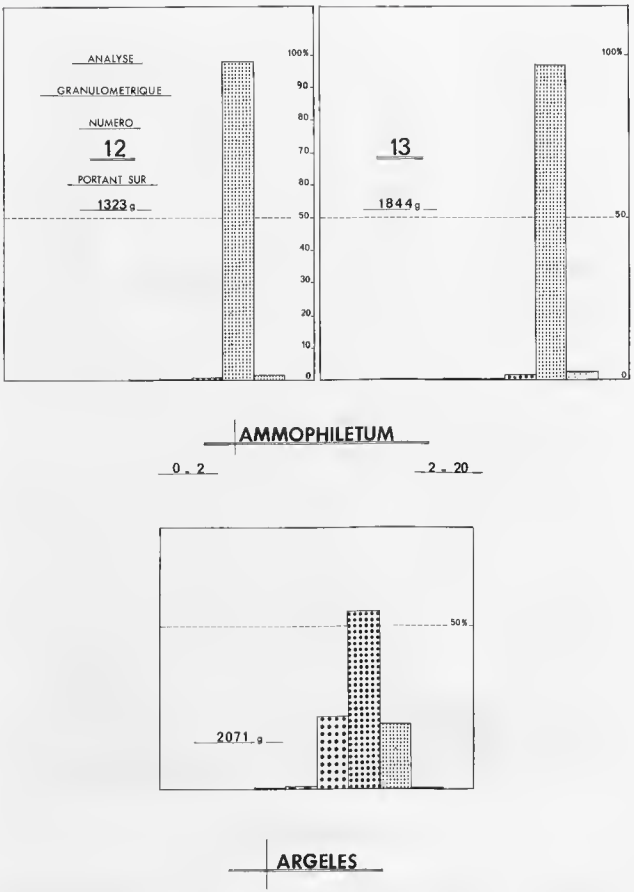


FIG. 106. – Diagrammes granulométriques de deux formations de la dune vive : l'*Ammophiletum* du Ido de Canet dont le sable fin présente de riches populations de *Microtarrulus* Franz 1952 et le sable grossier de la dune située au sud d'Argelès-sur-Mer.

Source : MNHN, Paris

C – CONDITIONS DE VIE DANS LE SABLE DES DUNES LITTORALES

Une telle étude n'a réellement d'intérêt que si elle est assortie de données sur les réactions des animaux relatives aux changements des conditions de milieu (migrations verticales, déterminisme du fouissement par exemple). Ces investigations feront l'objet de recherches ultérieures, aussi nous contenterons-nous de rappeler brièvement, les grands traits qui caractérisent les microclimats du sable.

L'originalité de ce milieu a depuis longtemps attiré la curiosité des Naturalistes, qui ont souligné *certaines homologies* qui *existent avec les sables des régions désertiques*. F. PIERRE, 1938, présente p. 19-22 un historique sommaire des recherches sur le peuplement entomologique des sables vifs. Plus récemment SOIKA et PIGNATTI (1959) ont consacré une importante étude aux dunes littorales de Venise, et, en France, les populations entomologiques littorales ont fait ces dernières années l'objet de plusieurs publications (DAJOZ, 1960 ; J. THEROND et L. BIGOT, 1960 ; CAUSSANEL, 1965). Enfin G. 8RUN (1968), nous offre « Quelques données sur les températures dans le sable d'une dune du littoral Méditerranéen ».

A priori, on aurait tendance à croire que les sables littoraux constituent un milieu essentiellement minéral, sec et salé. Ce n'est en fait qu'une exception.

— Le vent agissant comme un véritable pulvérisateur d'humus transporte des fragments végétaux empruntés aux laisses de mer ou à la couverture végétale. Le sable les recouvre et *la dune offre ainsi de la matière organique disséminée à différents niveaux*.

— Les particules salées transportées par le vent atteignent toutes les parties aériennes des végétaux qui peuvent en souffrir dans certains cas (plantation de jeunes Pins « grillés »), mais *les horizons superficiels du sable sont peu salés*.

— Le sable de la dune est *surtout sec en surface et le degré hygrométrique augmente rapidement avec la profondeur* comme le montrent les mesures effectuées par DAJOZ, précisément sur le lido de Canet, en juillet, entre 14 h. et 16 h.

— surface du sol 23 % ;
— 10 centimètres de profondeur 33 % ;
— 20 centimètres de profondeur 48 %.

La dune est en fait un véritable « château d'eau » et les plantes plongent leurs racines dans une nappe d'eau douce relativement proche. A leur voisinage, les conditions sont moins sévères, et il apparaît à leur abri une certaine condensation nocturne.

Les variations thermiques sont peut-être les plus remarquables ; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1951, p. 86-91) a fait un bref exposé synthétique de nos connaissances à ce sujet. *Leur originalité tient à la nature même du sable qui est une masse vacuolaire et de faible chaleur spécifique*. Lorsqu'il est découvert, sa température en surface s'élève beaucoup vers le milieu de la journée. Pendant la nuit la perte de rayonnement se fait rapidement sentir en surface. Dans le sable, par contre, ces variations s'atténuent au fur et à mesure que l'on s'enfonce. Elles se manifestent d'ailleurs avec un certain retard. Une ***onde thermique quotidienne*** prend naissance à la surface du sable et se propage lentement en profondeur. Ses effets sont déjà très amortis à 50 cm (fig. 107).

L'amplitude de ces variations est nettement affaiblie par la présence d'une couverture végétale, comme le montre l'enregistrement de 8RUN sous *Agropyrum* (fig. 108).

Nous avons relevé la température de l'air et du sable à différents niveaux au milieu d'une journée chaude et ensoleillée de juin, à un moment où le régime thermique diurne semblait bien établi. Nous nous sommes surtout attachés à définir avec le plus de précision possible, la ***zone surchauffée*** (fig. 109). Cette courbe n'est pas sans rappeler celle donnée par SINCLAIR pour le sol de l'Arizona (*in* CHAUVIN et

Source : MNHN, Paris

d'AGUILAR, 1946, p. 170). Toutefois, à cette échelle, et sur ce substrat, on note une légère différence. *Le maximum de température* peut, à des moments bien précis, se localiser en surface au début de la journée par exemple (CHAPMAN et coll., 1926). Mais il se déplace rapidement et *se situe aux heures chaudes, légèrement au-dessous de la surface du sable*. L'élévation rapide de la température du sable est à mettre au compte de la faiblesse de la chaleur spécifique du sable. Son étroite localisation relève des qualités isolantes de ce milieu fragmenté. Il se peut également que sous la première couche de sable qui est surtout constituée de quartz, son accumulation s'explique par un certain effet de serre.

Cette couche surchauffée *constitue un véritable mur de chaleur* qui doit avoir des répercussions sur la vie des animaux sabulicoles.

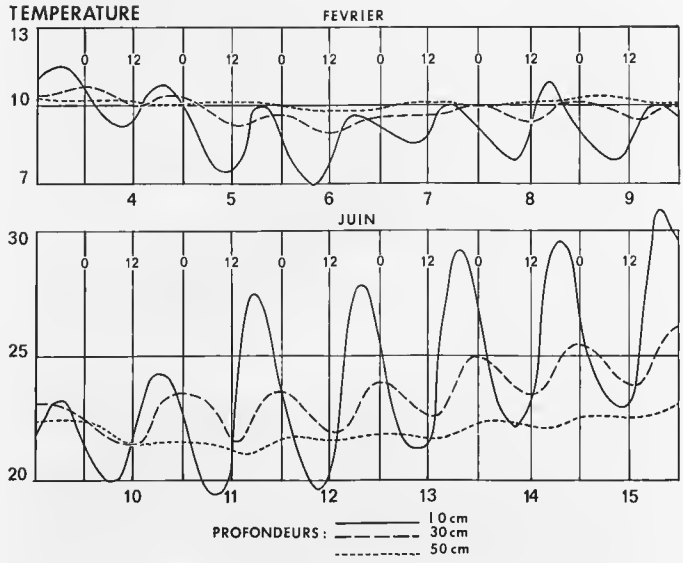


FIG. 107. — Variations quotidiennes de la température dans le sable nu à 10, 30 et 50 cm de profondeur du 3 au 9 février 1966 et du 9 au 15 juin 1966. D'après Guy BRUN, Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, n° (3) 652-656, 1968, fig. 2.

Source : MNHN, Paris

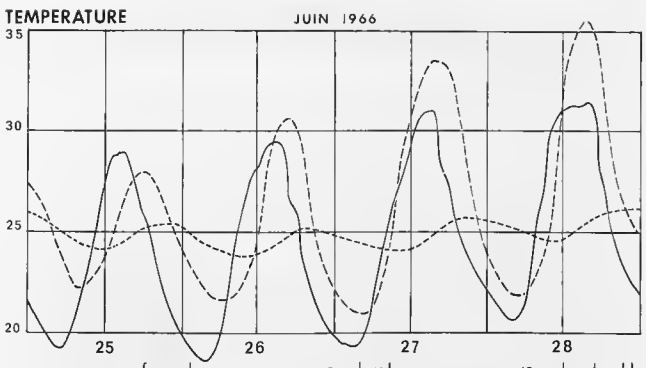


FIG. 108. — Influence de la couverture végétale sur les variations quotidiennes de la température dans le sable d'une dune du 25 au 28 juillet 1966. D'après Guy BRUN, Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, n° (3) 632-636, 1968, fig. 2.

D — QUELQUES REMARQUES À PROPOS DE LA VIE SABULICOLE DE *MICROCAECULUS SABULICOLA*

La recherche directe de ces animaux dans le sable est pratiquement impossible. À peine touchés, ils font le mort et se confondent avec un grain de quartz-laiteux. On peut, par contre, les observer en surface, où ils se font remarquer, dans certaines conditions grâce à leurs déplacements incessants. Lorsque la température s'élève, on ne voit plus d'animaux à la surface du sable, la plupart des Arthropodes fuient d'ailleurs cette zone surchauffée soit en grimpant le long des herbes, soit en s'enfonçant dans le sable. C'est cette seconde solution que les *Caeculidae* choisissent. Ils se comportent en *fouisseurs vrais*, tel qu'ils sont définis par F. PIERRE (cf. chap. Éthologie).

— ***Microcaeculus sabulicola présente des caractères morphologiques qui semblent en rapport avec sa vie sabulicole.***

La *couleur claire* est souvent citée comme un caractère fréquent chez les sabulicoles. Il se peut que chez les *Caeculidae*, la couleur blanc laiteux possède la *valeur d'une homochromie*. On pourrait même parler d'homotypie car les formes arrondies et lisses aident cet animal à se confondre avec les grains de quartz qui l'entourent. Cette particularité, *associée à une immobilisation réflexe* constituent, peut-être une protection efficace contre d'éventuels prédateurs.

Les pattes sont courtes, trapues. On reconnaît là un caractère classique des sabulicoles. *Les poils ont également une forme ramassée* qui protège sans doute ces animaux contre l'action érosive du sable. Il faut remarquer toutefois qu'on attire au contraire habituellement l'attention sur la forte pilosité des Insectes sabulicoles. Mais il s'agit généralement d'animaux nettement plus gros, et les rapports de taille

Source : MNHN, Paris

entre les éléments du milieu et les animaux ne doivent jamais être perdus de vue. Un même dispositif miniaturisé ne peut pas avoir la même efficience, si tout n'est pas à la même échelle.

Ce caractère des pattes et des poils est encore plus accentué chez un autre *Microcaeculus* sabulicole de Corse, *M. franzi* (fig. 83).

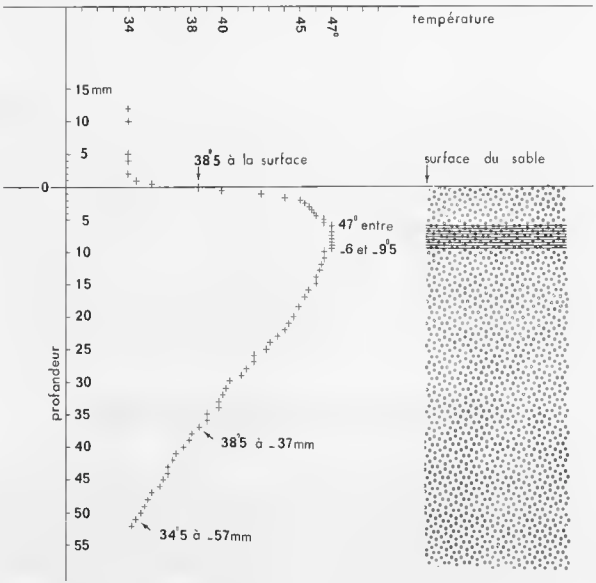


FIG. 109. — La température de l'air et du sable au voisinage immédiat de la surface sur une rampe horizontale de sable de *Ayropyretum* sur le lido de l'étang de Canet. Ces mesures font apparaître une *zone de surchauffe* qui ne se situe pas à la surface même du sable, mais entre 5 et 10 mm au-dessous de celle-ci (mesures effectuées à 12 h par une journée chaude et ensoleillée de la mi-juin).

E – RÉPARTITION DES *CAECULIDAE SABULICOLES* LITTORAUX

Les données que nous avons dans ce domaine sont évidemment très incomplètes, mais il nous semble opportun de placer sur une carte, les premières informations qui rendent compte de l'occupa-

Source : MNHN, Paris

tion par les *Caeculidae* d'un milieu dans lequel ils ont encore été très peu recherchés. Or du point de vue biogéographique, les milieux sabulicoles littoraux sont du plus haut intérêt.

Le premier exemplaire de *Microcaeculus sabulicola* Fr. a été récolté par H. FRANZ dans le sud de l'***Espagne*** sur la plage d'Algésiras en 1932. Nous avons ensuite signalé sa présence (COINEAU, 1969, p. 208).

• En ***France*** sur le bord du Colfe du Lion (Roussillon, Languedoc), au ***Portugal*** et au ***Maroc***, sur le littoral du Rif. Le lecteur trouvera une description des biotopes dans la publication que nous avons consacrée à cette espèce.

Depuis nous l'avons retrouvée en Espagne près de Valence.

Microcaeculus franzi Coineau 1968 est en Corse une ***espèce vicariante*** de *M. sabulicola*, *dont elle diffère nettement par les caractères régressifs de sa chétotaxie* tout en appartenant indubitablement à la même lignée. Il s'agit peut-être d'un endémique Cyrno-Sarde. Une prospection systématique de la côte provençale serait vivement souhaitable de même d'ailleurs que de celle des Baléares.

Microcaeculus insularis Franz 1964 fut découvert par FRANZ sur l'île de Mogador (es Saouïra) sur le littoral atlantique marocain. Nous l'avons retrouvé en assez grand nombre sur ce même rivage beaucoup plus au Nord :

• *Plage des Nations près de la Lagune de Mehdia*, sable et débris, couverture végétale ouverte en bordure de la plage sur la dune actuellement consolidée (COINEAU — FONS — REVEILLET, octobre 1965, plusieurs prélèvements). Cette station est assez comparable à celles où l'on récolte *M. sabulicola* et *M. franzi*. On y trouve : *Ammophila arenaria*, *Eryngium maritimum*, *Lotus creticus*, *Pancratium maritimum*, *Euphorbia paralias*, *Ipomea stolonifera*.

• *3 km au Nord de Mazagan* (el Jadida) sable et débris entre les tiges de *Carpobrotus edulis* constituant une nappe sur le sable au bord de la route (COINEAU — FONS — REVEILLET, 30 octobre 1965). La côte atlantique marocaine présente une particularité géologique fort intéressante. On peut y distinguer une succession de dunes, fossiles en quelque sorte, qui marque les différentes étapes de la progression récente des terres aux dépens de l'océan. On rencontre ainsi à l'intérieur des terres des étendues sablonneuses où l'on trouve également *Microcaeculus insularis* Fr.

• *Arganeraie* sur le bord de la route d'Agadir, *près de Mogador*. Forêt-parc à *Argania spinosa*. Sol sablonneux dénudé avec quelques débris végétaux (COINEAU — FONS — REVEILLET, 27 octobre 1965).

• *Aït Melloul près d'Agadir*, sable recouvert d'un maigre gazon près du centre de lutte antiacridienne (COINEAU — FONS — REVEILLET, 28 octobre 1965).

M. insularis offre une morphologie un peu plus ordinaire que celle des deux autres *Caeculidae* sabulicoles. On pourrait le situer à mi-chemin entre ces derniers et ceux du groupe *M. hispanicus*, mais ce n'est qu'une image. Des récoltes ultérieures nous apprendront probablement qu'il a une amplitude écologique plus grande que celle des *Caeculidae* sabulicoles méditerranéens. Une forme très voisine que nous pensons pouvoir rapporter à *M. insolitus* (ANDRÉ, 1935), malgré l'état du type, provient de débris récoltés sur les rochers aux Îles Salvages (SOYER, leg. mai 1967)[1].

III – L'HABITAT D'*ALLOCAECULUS CATALANUS* SUR LES ROCHERS LITTORAUX

A – INTRODUCTION

Les schistes de la côte rocheuse brûlés par le soleil méditerranéen et battus par un vent violent chargé d'embruns offrent une *frange littorale aride à végétation clairsemée où l'on rencontre régulièrement de petites populations d'Allocaeculus catalanus*. Avant d'entreprendre la description de cet

1. Je tiens à remercier très vivement Monsieur Jacques SOYER, Sous-Directeur au Laboratoire Arago, qui a eu l'amabilité d'effectuer ces récoltes à l'occasion d'une croisière.

Source : MNHN, Paris

FIG. 110. – Répartition de trois espèces de *Microcaeculus* sabulicoles littoraux (dessin M.-J. NEGRE).

Source : MNHN, Paris

habitat, il convient de rappeler que les stations littorales ne sont pas les seules à avoir livré cette espèce, et que les fissures des schistes littoraux et les cailloutis, ont donné par ailleurs, quelques spécimens de *Microcaeculus hispanicus*. Toutefois, *Allocaeculus catalanus* reste sans conteste le *Caeculidae* le plus abondant dans ce milieu.

B – GÉOLOGIE ET CLIMATOLOGIE SOMMAIRES

La côte rocheuse des Albères est constituée par des schistes que P. Cavet (1959, p. 171) rapporte au Paléozoïque inférieur. Les schistes micacés et les *phyllades séricitcux plus ou moins quartziteux* des environs de Banyuls correspondent à la série de Canaveilles, qui est ici ensemble particulièrement puissant d'âge Cambrien. Ces roches engendrent à l'intérieur des terres, des sols franchement acides (pH = 5,5), alors qu'au contraire, sous l'action des aérosols marins, leurs produits de décomposition ont une réaction nettement basique (pH = 8).

La pluviométrie estivale est faible et les hivers souvent doux comme en témoigne le climatogramme du cap Béar. Les conditions de vie qu'exprime la couverture végétale sont *fortement marquées par le vent dominant qu'est la Tramontane*, dont nous avons parlé au cours du chapitre précédent. La frange littorale conditionnée par le salant, offre une profondeur qui varie avec l'orientation et la morphologie de la côte. L'opposition entre les versants Nord et Sud des ondulations littorales Est-Ouest que l'on voit sur la planche 14, en bas, est particulièrement frappante. Le vent chargé d'embruns s'engage avec toute sa puissance sur ce plan incliné et son action s'étale sur une large bande jusqu'à 40 m d'altitude, *la végétation est très clairsemée, le sol presque inexistant*. Dans le cas des falaises verticales, ces effets sont particulièrement nets sur la muraille, et ne se manifestent sur les replats culminaux que par une zone transitionnelle plus ou moins étroite.

C – LA COUVERTURE VÉGÉTALE DES SCHISTES LITTORAUX

Ces formations rupicoles littorales ont fait l'objet d'une étude relativement récente (J. A. Rioux, J. Roux et S. Pignatti, 1955) dans laquelle le lecteur retrouvera les références bibliographiques concernant la végétation. Baudière et coll. (1970) les ont présentées aux congressistes de la Société Botanique de France (journée du 19 mai, p. 52-57).

On distingue deux grands ensembles :

• ***Les groupements des parois rocheuses verticales*** ou fortement inclinées, *où la diversité des conditions stationnelles se traduit par un aspect « en mosaïque »* qui fait perdre de vue la zonation : l'*Armerietum ruscinonensis* Br Bl 1952.

• ***Les groupements des replats culminaux*** qui constituent au sommet des falaises *une ceinture de végétation clairsemée* homogène sur un sol squelettique de faible pente : le *Thymelaeeto plantaginetum subulatae*.

• ***Le bas de la falaise***, battue par les hautes mers, constitue *une zone quasiment aphytique*.

Lorsqu'on monte le long des parois de la falaise, en partant de la mer pour atteindre la garrigue littorale, on rencontre la succession suivante :

• la ***zone aphytique*** ;

• puis l'***Armerietum ruscinonensis*** qui comprend :

• *un horizon à Crithmum maritimum*. Cette plante est un chasmophyte halophile à enracinement puissant qui réussit à s'installer dans les fissures de la roche ;

• *un faciès à Armeria ruscinonensis* Cir, *Plombaginaceae* endémique de la côte catalane qui croît sur les encorbellements et les vires pauvres en terres, mais relativement humides, en compagnie de *Sonchus tenerrimus* L. var. *perennis* ;

Source : MNHN, Paris

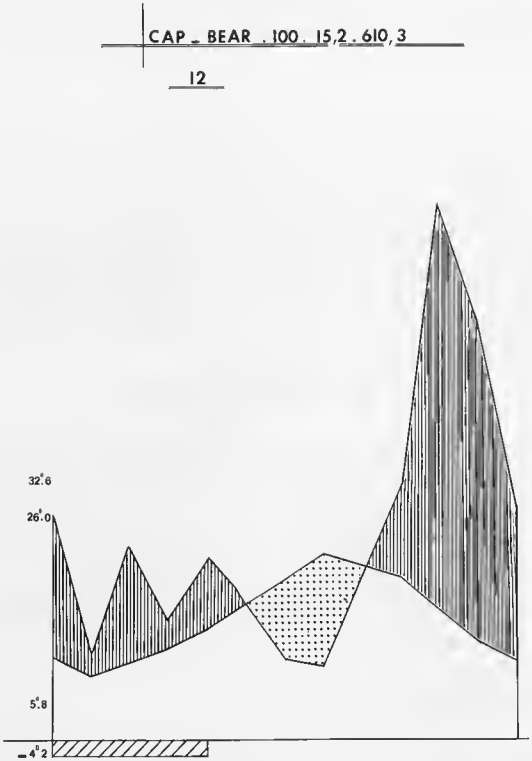


FIG. 111. — Climatogramme du Cap Bear (d'après BAUDIÈRE et Coll., 1970).

Source : MNHN, Paris

• *un faciès à Statice virgata* Willd dans les replats caillouteux secs, souvent en compagnie de *Camphorosma monspeliaca* ;

• *la sous-association Polycarponetosum* RIOUX, ROUX et PIGNATTI, où dominent les nappes vertes de la *Paronychieae* crassulescente *Polycarpon peploides*, constitue une « guirlande claire à la partie supérieure de la falaise ». On y rencontre *Picridium vulgare* L., *Camphorosma monspeliaca* L., *Plantago subulata*.

• En atteignant le rebord des falaises on aborde le ***Thymelaceto-Plantaginetum-subulatae***, RIOUX, ROUX et PIGNATTI qui constitue en bordure des replats culminaux, une bande dont la puissance est variable et qui conduit insensiblement aux pelouses à *Brachypodium ramosum* et aux landes à Cistes et à Lavande.

Le tableau schématisant la zonation et la faciation de la végétation littorale des Albères (RIOUX, ROUX, PIGNATTI) résume parfaitement ce que nous venons de rappeler et nous offre un cadre dans lequel nous allons situer les populations d'*Allocaeculus catalanus*.

Il se compose d'un rectangle surmonté d'un trapèze.

— ***Le rectangle*** correspond à la représentation schématique de la *muraille de la falaise vue de face*. On y distingue les différentes zones dont il a été question. Dans la colonne de droite, il est fait, en outre, mention d'un groupement rupicole hygrophile installé sur certains rochers où s'épanchent des suintements d'eau douce et où l'on rencontre *Adiantum capillus-veneris* et *Samolus valerandi* L.

Si l'on se déplace sur ce tableau de la droite vers la gauche, on passe à des groupements de plus en plus secs, poussant sur un sol de plus en plus mince et caillouteux.

— ***Le trapèze*** schématise le *replat culminal de la falaise vu en perspective* et rend compte du passage progressif de la marge influencée par la mer, où se développe le *Thymelaceto Plantaginetum-subulatae*, aux formations continentales, fortement marquées par l'activité humaine. Ces dernières sont des associations pionnières qui tendent, sur un sol de plus en plus dégradé, à reconstituer la forêt climacique. Elles s'opposent du point de vue dynamique aux formations rupicoles halophiles qui sont des associations ouvertes, stables, définitives, édapho-climaciques, au sens de RIOUX, ROUX, PIGNATTI, 1955, p. 32.

D — DISTRIBUTION D'*ALLOCAECULUS CATALANUS* AU SEIN DES FORMATIONS VÉGÉTALES LITTORALES

• La zone aphytique ne nous a jamais livré de *Caeculidae*.

• Il semble également qu'ils ne vivent pas dans les fissures occupées par *Crithmum maritimum*. Elles sont peut-être, le plus souvent, trop humides.

• Ils n'habitent pas également les rochers suintants et ombragés qui surplombent certains rock-pools littoraux. Certes, ce n'est pas surprenant.

• Les *Armeria ruscinonensis* et leurs compagnes poussent généralement sur des mottes de terre compacte assez importantes et situées très souvent dans des biotopes relativement humides. Ces conditions ne semblent pas convenir aux *Caeculidae*.

• Les nappes de *Polycarpon peploides* n'ont jamais montré de *Caeculidae*. Leur fort recouvrement, l'épaisseur de la terre à laquelle elles gardent une relative fraîcheur et les biotopes souvent ombragés où elles s'étalent, sont d'ailleurs autant de facteurs qui ne caractérisent pas l'habitat classique des *Caeculidae*.

Par contre les faciès secs et dégradés leur sont propices.

Nous les avons trouvés sur les replats secs et caillouteux à *Statice virgata*, dans les débris divers retenus par les rosettes de la *Plombaginaceae*.

Source : MNHN, Paris

• *Mais c'est sous les coussinets de Camphorosma monspeliaca qui poussent isolément sur les rochers* (photo) *que nous avons fait les meilleures récoltes* ; les touffes de *Plantago subulata* abritent également *Allocaeculus catalanus* dans les mêmes conditions. Nous avons aussi rencontré cet Acarien dans les débris végétaux et les cailloutis qui s'accumulent sur la roche mère qui apparaît au milieu des sols érodés, entre les maigres touffes de *Brachypodium ramosum*, d'*Helichrysum stoechas* (L.) D. C. au niveau où la pelouse xérique n'offre encore qu'un faible taux de recouvrement (40 %).

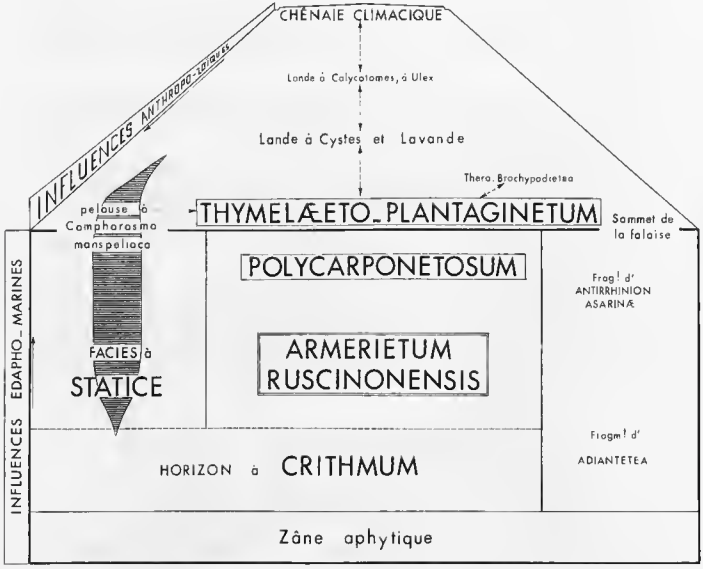


FIG. 112. — La végétation littorale des Albères. Zonation et faciation schématiques (d'après ROLA, ROLA et PIGNATTI, 1955, fig. 5). Sur ce tableau, nous avons représenté la zone d'extension des peuplements de *Allocaeculus catalanus* Franz 1954 par une zone couverte de hachures horizontales.

• Lorsqu'on quitte les lithosols pour atteindre, sur les replats, des zones où la terre constitue sur la roche mère, un manteau, souvent ajouré, mais d'une certaine épaisseur (quelques centimètres), les *Caeculidae* se font rares, on peut même dire qu'ils sont absents.

Sur le tableau (fig. 112), nous avons représenté schématiquement, par une zone hachurée plus ou moins large la répartition des Caeculidae au sein de la végétation littorale.

En réalité, la distribution d'*Allocaeculus catalanus* ne se superpose pas aussi simplement à ce

Source : MNHN, Paris

canevas végétal. *Les Caeculidae recherchent beaucoup plus un certain faciès que le voisinage ou le couvert d'une espèce bien précise.* Il se trouve que dans des conditions aussi sévères, les espèces végétales sont spécialisées et peu nombreuses, et le biotope requis est de ce fait seulement réalisé avec le concours de quelques-unes d'entre elles. *La plus propice est sans nul doute Camphorosma monspeliaca.*

Lorsque cette espèce pousse en pelouse lâche sur une couche de terre, on a très peu de chance de trouver *Allocaeculus catalanus* dans la litière qu'elle abrite et dans son voisinage. Par contre, lorsqu'elle croît à même le rocher, en coussinets isolés, la probabilité est beaucoup plus grande, mais la certitude n'est pas absolue car *il faut encore considérer deux types morphologiques de Camphorines* :

• Certains pieds ont *une forme compacte.* Leurs rameaux très courts pressés les uns contre les autres constituent une masse bosselée qui rappelle un peu un chou-fleur. Ce coussin filtre les eaux d'écoulement retenant de fines particules minérales qui colmatent les chemaephytes. Il se constitue ainsi au-dessus de la roche, au sein même de la plante, un microsol colluvial interne. La plante se développe en bourrelet-barrage-collecteur. Cet appareil dense, qui retient plus longtemps l'humidité ne convient pas à *Allocaeculus catalanus.*

• D'autres spécimens présentent *un port plus lâche* et plus rameux. Ils émettent des hampes florifères rougeâtres. La masse du coussinet est plus aérée, et le sol qui reste pelliculaire, est surmonté par une mince couche d'humus brut, provenant des rameaux morts de la plante. Ces pieds qui sont le plus souvent perchés sur des rochers où ils poussent isolément (Pl. 14, en haut) constituent sur le littoral rocheux, l'abri où l'on trouve *A. catalanus* avec la plus grande régularité. Son abondance évidemment est toute relative, un pied, avec les cailloutis environnants, peut livrer 2 à 5 spécimens. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, l'*habitat* d'*A. catalanus n'est pas une exclusivité de la Camphorine.* Les coussinets en oursin de *Plantago subulata* peuvent également héberger les *Caeculidae* s'ils ne sont pas trop denses, et s'ils retiennent sur la roche un mince sol pelliculaire.

D'autre part, sur la côte les plantes rupicoles halophiles ne sont pas les seules à montrer un port prostré et sur certains caps, les espaces dégradés, où la roche est à nu, débordent largement le cadre de l'*Armerietum.* Le cap l'Abeille montre (Pl. 16) sur sa face Nord, un curieux peuplement de *Rosmarinus officinalis* prostrés, isolés, façonnés par le vent, et qui retiennent une maigre litière épilithique, mêlée à des cailloutis. Ce milieu a livré quelques spécimens de *A. catalanus* et *M. hispanicus.* Ces derniers habitent vraisemblablement surtout dans l'auréole caillouteuse et dans les lithoclases du voisinage.

E – RÉPARTITION DE *ALLOCAECULUS CATALANUS* FRANZ

Allocaeculus catalanus n'est pas une forme endémique de Catalogne comme le laisserait supposer son nom. Cet animal présente au contraire une *aire de répartition assez large dans le bassin Méditerranéen.* Nous aurons l'occasion d'y revenir d'une façon détaillée au cours de la révision du genre dans un ouvrage ultérieur. Nous nous intéresserons surtout à sa distribution *dans les Pyrénées-Orientales,* où il se trouve sur divers substrats et jusqu'à de fortes altitudes. Nous l'avons, en effet, *récolté en compagnie* de *Caeculus echinipes jusqu'à 1 440 m* d'altitude. C'était dans une lande de la série du *Pinus sylvestris,* sur un replat rocheux exposé au Sud, sur le flanc Ouest du Massif du Canigou (COINEAU – FONS, 29 octobre 1968). L'endroit était ensoleillé et la végétation basse, constituée principalement par : *Pinus sylvestris, Juniperus communis, Calluna vulgaris* L (Hull), *Cytisus purgans* (L) Benth ssp. *purgans, Arctostaphylos uva-ursi* L.

A. catalanus fut extrait de mousses rases grises sur rocher et de débris (humus brut et cailloutis) retenus sur les replats de la roche au pied et à l'abri de Chamaephytes saxicoles.

FRANZ H. (1954) l'avait d'ailleurs récolté sur cette même pente, mais à une altitude beaucoup plus faible, dans un autre étage de végétation, au col de Millères vers 900 m d'altitude. Nous l'avons rencontré *à basse et moyenne altitude sur des roches siliceuses ou calcaires dans des stations xérothermes,* découvertes, ensoleillées, à végétation ouverte, le plus souvent dans les sols pelliculaires déve-

Source : MNHN, Paris

loppés sur des replats rocheux, sous le couvert de chamaephytes. Ces formations pelliculaires sont constituées par un mince lit de fines particules minérales et organiques recouvert d'une faible couche d'humus brut, provenant en majeure partie de la plante qui en assure le couvert. C'est absolument comparable au mode de gisement que nous avons décrit sur la côte rocheuse. Ces horizons conviennent aux *Caeculidae* dans la mesure où ils sont minces, secs, bien drainés et ensoleillés. Ces conditions se sont trouvées réalisées :

• ***sur roche mère siliceuse***, par exemple sur les schistes Cambriens de la Vallée de la Baillaurie près de Banyuls (Alt. 80-500 m). Nombreuses récoltes à proximité ou sous le couvert de diverses plantes de l'étage du *Quercus suber*, *Cistus moaspeliensis*, *C. albidus*, *Thymus vulgaris*, *Lavendula stoechas*, *Ulex parviflorus*, *Calycotome spinosa*, *Rosmarinus officinalis*.

• ***sur roche mère calcaire***, Au Pas de L'escale (alt. 210 m) entre Vingrau et Opoul à quelques kilomètres au Nord de Perpignan. Il s'agit d'une énorme falaise constituant un amphithéâtre ouvert vers le Sud. Les calcaires compacts urgo-aptiens inférieurs à *Toucasia*, y constituent une masse grise de 100 m d'épaisseur, où la couverture végétale est presque absente. L'endroit exploré présente quelques plantes éparses accrochées dans les fissures ; les plus remarquables étaient : *Buxus sempervirens*, *Juniperus oxycedrus*, *Rosmarinus officinalis* (plusieurs récoltes COINEAU — FONS, octobre 1968).

Allocaeculus catalanus fut extrait des débris divers recueillis près des plantes, le long des fissures plus ou moins colmatées et sur les encorbellements.

— Près de Castelnou à 19 km au Sud-Ouest de Perpignan.

• *Les nappes de mousses leur sont également propices.* On rencontre *Allocaeculus catalanus* surtout dans les peuplements caillouteux de *Polytric*. On peut également en trouver dans des coussinets de mousses rases, *Grimmia campestris*, mais ce dernier milieu est surtout habité par *M. hispanicus*, ou *M. liguricus*.

Allocaeculus catalanus se trouve également sous les pierres accumulées sur les replats, dans les éboulis, dans les lithoclases, toujours dans des endroits secs et ensoleillés, mais dans ces biotopes presque dépourvus d'humus brut, ils sont généralement moins abondants que les espèces du genre *Microcaeculus*. Ainsi dans les éboulis calcaires de Salses, nous avons récolté au cours d'une année, 2 382 spécimens de *M. st. delamarei* n. ssp. et seulement 159 de *Allocaeculus catalanus*.

IV – *MICROCAECULUS STEINERI DELAMAREI* n. ssp. *CAECULIDAE* LAPIDICOLE

A) LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE – AMBIANCE VÉGÉTALE

Nous ne connaissons pour l'instant cet animal que d'une seule station, aussi serait-il particulièrement imprudent de prétendre dégager des idées générales du point de vue écologique d'après un exemple qui est peut-être particulier, voire exceptionnel. La présence, précisément dans cette station particulièrement chaude et située à moins de 100 m d'altitude, de quelques rares spécimens de *Caeculus echinipes*, espèce qu'on a surtout récoltée en haute montagne, incite à la prudence, tout en éclairant sur le type d'exigence de ces Acariens.

M. st. delamarei n. ssp. vit sur la *falaise de calcaires compacts dolomitiques* gris clair, urgo-aptiens, qui se dresse près de l'étang de Salses, à une vingtaine de km au Nord de Perpignan. Le front de cette falaise qui est orienté face au Sud-Sud-Est, est *particulièrement chaud et ensoleillé*. Cette

Source : MNHN, Paris

muraille calcaire n'est pas touchée par le vent dominant froid de Nord-Ouest « La Tramontane ». Le refroidissement de ce biotope est d'autant plus amorti que son orientation le fait bénéficier de l'ensoleillement qui se produit généralement au cours de ces périodes venteuses. L'orientation et l'inclinaison du plan de la falaise assurent enfin une réception optimale des radiations solaires.

La couverture végétale est particulièrement marquée par le modelé et la nature du substrat. ***Le plateau calcaire*** subhorizontal porte des bosquets de *Quercus ilex*, des nappes de *Quercus coccifera* et des pelouses de *Brachypodium ramosum*, plus ou moins ajourées, qui disparaissent dès l'instant où les effets de l'érosion se font sentir avec l'augmentation de la pente. Dans cette zone culminale subhorizontale, le sol est peu profond, la roche mère apparaît souvent mais les éléments de désagrégation restent en place ou ne subissent que des transports de faible amplitude. Sur ce sol particulièrement dégradé, les associations pionnières de la série du chêne vert, *Quercus ilex*, tendent à reconstituer la forêt climacique. BAUDIÈRE et coll. (1970) qualifient ces groupements, des affleurements rocheux subhorizontaux ou peu inclinés, de « lithoclasiques ». Ils les opposent aux groupements chasmophytiques des rochers verticaux qui sont des groupements spécialisés édaphoclimaciques, dont l'évolution est constamment entravée par le rajeunissement de la paroi. La limite de ces groupements est difficile à définir, tout particulièrement d'ailleurs dans le cas de la station qui nous intéresse et où il n'y a pas l'opposition tranchée d'une muraille verticale, et d'un plateau horizontal. ***La pente*** s'accentue de haut en bas puis diminue ensuite. Bien que la distribution soit lacunaire *on reconnaît, à mi-pente une zone particulièrement dénudée de rocher et de gros éboulis.* Les plantes sont éparses et peu nombreuses :

Lavendula latifolia, *Juniperus phoenicea*, *Convolvulus lanuginosus*, *Rhamnus alaternus* prostrés, *Rosmarinus officinalis*, *Smilax aspera*, *Galium corrudoefolium*.

La pente s'affaiblit ensuite, la roche en place disparaît progressivement sous les ***formations colluviales*** constituées par des blocs anguleux noyés dans des graviers et des argiles de décalcification (Pl. 19). Dans ces groupements du bas de la pente, le *Rosmarinus officinalis* est accompagné de *Cneorum tricoccum*, *Brachypodium ramosum*, *Phlomis lychnitis*.

Ces accumulations colluviales ne constituent pas une simple bande au pied de la falaise. Elles émettent des cônes d'accumulation qui remontent en comblant les petits ravins creusés dans le rocher déchiqueté. Certains creux de rocher, placés sur le parcours des eaux de ruissellement sont le lieu d'une sédimentation du même type. On trouve donc au bas de la pente une autre zone transitionnelle lacunaire et discontinue. Cette association à *Brachypodium ramosum* et à *Phlomis lychnitis*, qui constitue un des stades de dégradation avancée de la forêt climacique de *Quercus ilex*, a été décrite par BRAUN-BLANQUET en 1925, et étudiée plus tard par BHARUCHA (1932). Ce dernier auteur donne un tableau dynamique auquel nous renvoyons le lecteur (p. 262).

B — RÉPARTITION DE *MICROCAECULUS STEINERI DELAMAREI* n. ssp. SUR LA FALAISE

Si l'on gravit cet escarpement calcaire à la recherche de *M. st. delamarei* n. ssp., on se rend compte très rapidement que cet Acarien a des *exigences bien précises.*

— *On ne le rencontre pas sur la terre caillouteuse colluviale de bas de pente.*

— Il est *très rare dans les cailloutis plus ou moins enrobés d'argile de* décalcification qui s'accumulent isolément dans des dépressions plus ou moins importantes (de 50 cm à 3 m) de largeur. En amont de ces dépôts se trouve souvent un bouquet de Romarins dont les feuilles constituent une litière qui va en s'amincissant au fur et à mesure que l'on s'éloigne du pied (Pl. 19). La litière épaisse n'a jamais donné de *Caeculidae*. L'auréole mince et découverte a livré quelques rares *Allocaeculus catalanus*, et occasionnellement un *M. st. delamarei* n. ssp.

— Les gâteaux de litière souvent épais que constituent les feuilles de Romarins, accumulés sur le replat et dans les cuvettes creusées dans la roche, présentent une faune arthropodologique réellement

Source : MNHN, Paris

riche, mais ne montrent généralement pas de *Caeculidae*, si ce n'est quelques très rares spécimens d'*A. catalanus*.

— *On rencontre par contre régulièrement M. st. delamarei* n. ssp. *dans les éboulis* et on le trouve surtout en grande quantité sous les pierres, lorsque celles-ci sont *accumulées sur la roche nue*. Les conditions optimales sont réalisées dans de petites dépressions ou sur des replats où l'épaisseur des débris rocheux n'est pas très importante. Les éléments sont de taille très diverses, les petits graviers glissent généralement jusqu'au contact du rocher, mais ils ne constituent pas un bit compact terreux, les pierres des couches inférieures sont seulement colorées de rouille par les argiles de décalcification.

— Les spécimens de *M. st. delamarei* n. ssp. se font rares, et disparaissent rapidement dès que l'on s'éloigne de ces conditions qui semblent caractérisées par la pauvreté en matières organiques et le contact direct avec le rocher.

Pendant la journée, les animaux se tiennent sous les pierres, accrochés en suspension à leur face inférieure. Ils sont le plus souvent sous les plus gros éléments de la couche superficielle, mais on les trouve jusqu'au niveau même de la roche. Il semble en fait qu'ils effectuent, au sein même du micro-éboulis, des migrations qui sont apparemment conditionnées, entr'autres, par les variations de la température de l'air et l'effet tampon du rocher. Ces observations sont à compléter.

V – *MICROCAECULUS HISPANICUS* ET SON HABITAT LITHOCLASIQUE DANS UN VALLON DES ALBÈRES

A – LA COUVERTURE VÉGÉTALE ET LE MILIEU

Le domaine des *Caeculidae* est actuellement en pleine extension dans les Pyrénées-Orientales, et il n'y a pas lieu de s'en réjouir.

Nous venons de parcourir à grands pas les stades de dégradation avancée de la forêt de *Quercus ilex* (Chêne vert) sur calcaire. Cette disparition des arbres et les méfaits de l'érosion sont incontestablement de nature anthropogène (coupes, incendies, surpâturage). Sur substrat siliceux nous allons retrouver une lèpre homologue qui ronge inexorablement les maquis à *Cistes* et à *Lavandes* mettant à nu le squelette schisteux et faisant ainsi perdre tout espoir de voir un jour prochain se régénérer la forêt de Chêne liège (*Quercus suber*). La désertification est en marche, il semble même qu'elle se soit encore accélérée, le cri d'alarme de R. FURON (1950) étant resté sans écho.

Dans la vallée de la Baillaurie (Oued de Banyuls), la forêt est réduite à quelques minuscules lambeaux. En dehors des cultures, les pentes sont recouvertes par des maquis plus ou moins denses, où l'on reconnaît *Erica arborea*, *Cistus monspeliensis*, *Calycotome spinosa*, *Ulex parviflorus*. Ces maquis offrent une couverture fortement lacunaire ; *le rocher nu apparaît souvent, sur les versants secs ensoleillés, la terre retenue par place sur les replats porte des pelouses rases, discontinues et de peu d'étendue,* à Thérophytes éphémères accompagnés de quelques Hémicryptophytes, Chaméphytes et Géophytes. Ces pelouses que l'on doit *rattacher à l'ordre des Helianthemetalia guttati* Br Bl 1940, et plus spécialement à l'alliance *Helianthemion guttati* Br Bl 1931, s'agencent en un puzzle complexe avec les rochers nus d'une part, et les groupements arbusifs du *Cisto-lavanduletea* Br Bl 1940, d'autre part. *Ces formations constituent trois étapes de dégradation du même climax forestier et se disposent le plus souvent en auréoles festonnées* (Pl. 22). Sur le diagramme (fig. 114) conçu pour indiquer les principaux modes de gisement des *Caeculidae*, un déplacement de droite à gauche nous fait passer de la frange des associations à *Cistes* au domaine des rochers nus, en franchissant la mince langue de terre qui porte un fragment de *Helianthemion guttati*.

Source : MNHN, Paris

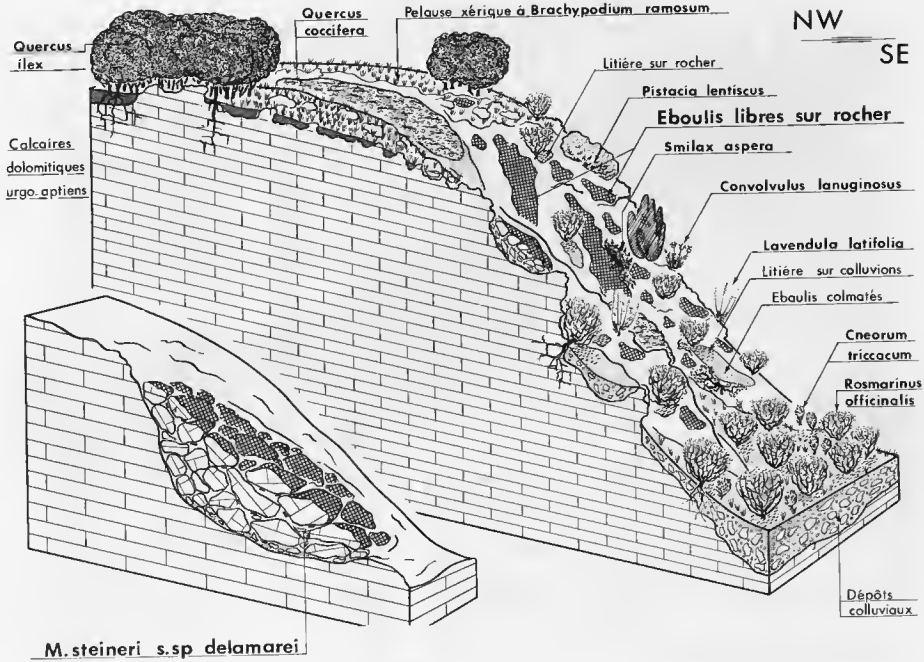


FIG. 113. — Bloc diagramme de la falaise de Font Estramer. Cette interprétation schématique permet de situer les éboulis non colmatés sur rocher (plages quadrillées) dont nous figurons un exemple au premier plan à une autre échelle.

Source : MNHN, Paris

Sur ces îlots terreux et caillouteux peu profonds on reconnaît entr'autres :

Briza maxima, Andropogon distachyon, Lavendula stoechas, Sedum altissimum, Dipcadi serotinum, Scilla altissimum, Sedum album, Cheilanthes odora (fougère), *Polytrichum piliferum* Schreb. (Mousse), *Pleurochaete squarrosa* Lindt (Mousse), *Campylopus introflexus* (Hedw) Mitt. (Mousse).

Lorsque les éléments détritiques se réduisent à un lit caillouteux, celui-ci est envahi par les *Parmelia stenophylla* (Ach) Meng. qui couvrent, au voisinage, les affleurements rocheux.

Les rochers « nus » sont également recouverts de lichens, et la mousse *Grimmia campestris* Bruch (*G. leucophaea* Crev.) y constitue des nappes qui s'étendent parfois sur plusieurs mètres carrés. Enfin, par place, les schistes redressés se débitent en plaques, leur tranche n'ayant souvent pas le temps de se voir coloniser par un peuplement de cryptogames pionniers.

B – RÉPARTITION DE *MICROCAECULUS HISPANICUS*

Cette espèce se trouve *dans les formations pelliculaires constituées par les couches de Parmelia stenophylla, et les nappes de Grimmia campestris* Bruch. Les formations pelliculaires plus riches en débris organiques et terrigènes comme les peuplements souvent caillouteux de *Polytrichum piliferum* Schred, ou les minces litières pelliculaires accumulées sur les rochers marginaux des associations à Cistes, conviennent apparemment beaucoup mieux à *Allocaeculus catalanus.*

M. hispanicus colonise au contraire des milieux plus désolés (à gauche sur le diagramme) *tels que les cuvettes à* ***cailloutis***, et les ***lithoclases***. Ces dernières sont constituées par les fentes des schistes qui sont particulièrement nombreuses dans les affleurements où le plan de clivage est redressé (Pl. 23). Les deux plaques qui s'affrontent, s'entrebâillent plus ou moins, et les eaux de ruissellement ainsi que le vent y entraînent des éléments détritiques qui comblent la crevasse. Les fragments grossiers restent généralement en surface, et les parties fines, sablonneuses sont entraînées vers le fond. Une zonation s'esquisse, mais elle est fortement perturbée par les traces de l'activité de certains animaux qui y tissent des fourreaux et y construisent des cocons déterminant ainsi la formation de lacunes et de chenaux plus ou moins anarchiques.

Les lithoclases propres à héberger M. hispanicus ne sont pas l'apanage des ***schistes cristallins***. Nous avons eu l'*occasion de récolter des Caeculidae dans les* ***calcaires en plaquettes*** qui affleurent près de Coustouges (Pyrénées-Orientales) vers 900 m d'altitude et, aux environs d'Opoul (Pyrénées-Orientales), nous les avons rencontrés dans les ***fentes des calcaires compacts*** qui se débitent en blocs.

Tous ces exemples se rattachent au « ***domaine lithoclasique*** » sur lequel T. ORGHIDAN et M. DUMITRESCO (1964 a, b, c, 1966 et 1969) ont attiré l'attention en soulignant à la fois son unité et sa diversité.

Ces auteurs rappellent que le terme de DAUBRE fut utilisé pour la première fois par DUDICH lorsqu'il montra les similitudes (1934) qui existent entre la faune cavernicole et celle des « fentes » (au sens de E. RACOVITZA et R. JEANNEL). Dans les massifs calcaires, ce réseau de fentes s'interpose entre les domaines endogés ou épigés et le domaine cavernicole. Il correspond à ce que JEANNEL nomma « phréatique terrestre ».

La partie qui nous intéresse se situe dans l'épizone du réseau lithoclasique au niveau de son émergence à la surface des rochers nus et non sous le manteau édaphique. La zonation des conditions de vie subit une contraction au niveau de l'horizon transitionnel qui assure le passage entre le milieu tamponné et capillaire endolithique, et les couches superficielles ouvertes ou largement poreuses et peu protégées. Cette zone intermédiaire qui est généralement représentée par le sol est absente dans les espaces rocheux dénudés où l'on peut accéder directement à ce milieu.

La frange supérieure de l'espace lithoclasique est soumise directement aux influences locales, celles-ci sont très rapidement amorties lorsqu'on s'enfonce dans la profondeur du réseau. T. ORGHIDAN et M. DIMITRESCO ont fait remarquer que *le feuilletage des schistes réalisait un système isolant* qui pro-

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

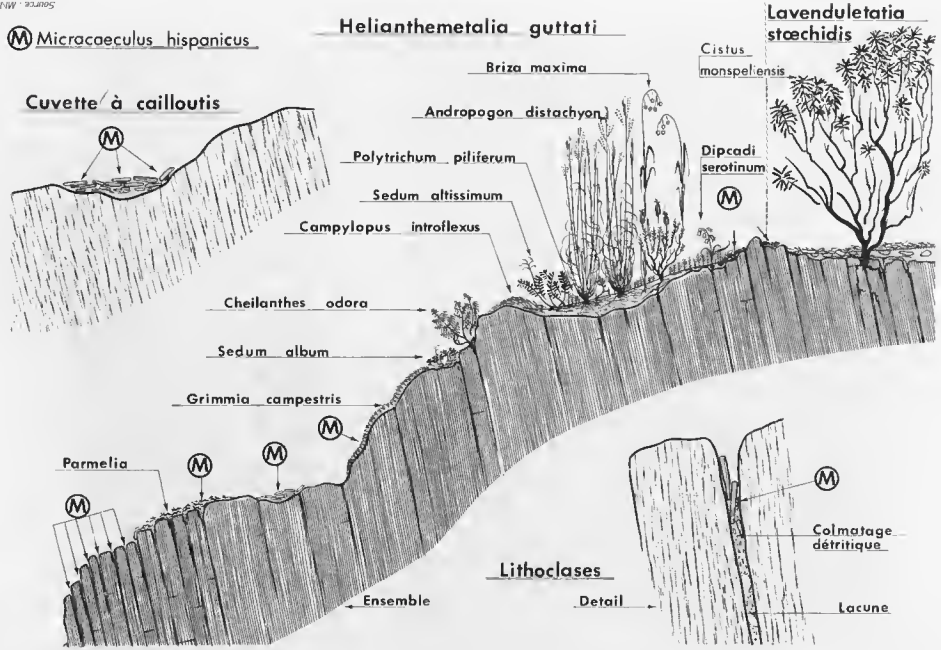


Fig. 114. — Coupe schématique de la station de la « route de Pouade » près de Banyuls-sur-Mer, permettant de situer, par rapport à la couverture végétale et à l'état de la roche mère, les biotopes susceptibles de convenir à *Micracaeculus hispanicus* Franz 1952. Cette espèce est également accompagnée par *Allocaeculus catalanus* Franz 1954, dans les lithoclases, les cailloutis et les litières pelliculaires, ce dernier biotope convenant mieux à la seconde espèce.

tège la faune lithoclasique des variations thermiques de forte amplitude, et maintient une certaine humidité en favorisant la condensation. Pour l'instant, on possède très peu de données micro-météorologiques sur ce domaine qui est en fait très varié, au moins en surface.

Les *Caeculidae* s'enfoncent très rarement en profondeur, le colmatage détritique le leur interdirait d'ailleurs. On trouve généralement *M. hispanicus dans la frange supérieure de l'espace lithoclasique où il manifeste un comportement thigmotactique évident.* Lorsque l'espace est largement entrebâillé, il se glisse sous une écaille de la roche, ou entre les éléments détritiques grossiers non loin de l'ouverture. L'eau peut remonter par capillarité dans les minces espaces lithoclasiques. Nous avons remarqué, sur les schistes cambriens de Pouade, des efflorescences salines qui soulignent les fentes les plus minces. L'humidité persiste relativement longtemps dans la matière pulvérulente qui comble les espaces. Cependant la frange habitée par les *Caeculidae* semble s'assécher plus rapidement. Elle est constituée par les éléments plus grossiers qui rompent sans doute le système capillaire et protègent ainsi le milieu sous-jacent de la dessication.

Microcaeculus hispanicus habite également un autre milieu qui lui offre des conditions voisines quoique certainement plus sèches. On le trouve en effet, *dans de petites cuvettes rocheuses bien drainées*, tapissées d'une mince pellicule de sable que recouvre un lit de cailloutis sous lequel il se glisse. Nous l'avons récolté dans des conditions semblables en des lieux très différents :

— sur les schistes cambriens de la vallée de la Baillaurie près de Banyuls ;

— sur du calcaire massif à Mogente (ouest de Valence) en Espagne (COINEAU — KNOEPFFLER, 1969).

M. hispanicus peuple des milieux saxicoles superficiels (lichens, mousses, franges supérieures des lithoclases, microcuvettes à cailloutis), qui sont semblables ou très proches de ceux qui furent étudiés par TRAVE (1963) à propos des Oribates. Cet auteur, p. 43-65, a fait une mise au point sur les conditions de vie dans les milieux saxicoles sur les rochers et dans les épilithes, à laquelle nous renvoyons le lecteur.

Il serait intéressant d'effectuer une étude microclimatique comparative de ces milieux proches en ayant recours à des dispositifs d'enregistrement simultanés et continus. On peut évidemment effectuer des mesures isolées à titre indicatif, ou afin de comparer deux biotopes à un instant précis. Elles ont par contre une « histoire », et c'est elle qui est susceptible de nous apporter quelques lumières sur leurs particularités.

VI – *CAECULUS ECHINIPES*, *CAECULIDAE* DE HAUTES MONTAGNES DE L'EMPIRE HOLARCTIQUE

Les hautes montagnes offrent aux *Caeculidae* des zones particulièrement érodées : les crêtes rocheuses, les éboulis, les moraines, les gélifracts.

Lorsqu'on effectue l'ascension du massif du Canigou sur son flanc Ouest, à partir du col de Millères, on rencontre *C. echinipes* en compagnie d'*Allocaeculus catalanus* entre 1 000 m et 1 500 m d'altitude. Au-delà, nous n'avons trouvé que *Caeculus echinipes. L'existence de cette espèce en haute montagne est un fait désormais classique*, de nombreuses récoltes ayant été effectuées surtout dans les Alpes et les Pyrénées. Nous avons trouvé des populations particulièrement florissantes dans un type de biotope que nous nous proposons de décrire : ***les lithoclases de gélifraction***.

Source : MNHN, Paris

A – LOCALISATION. CONDITIONS DE VIE EN HAUTE MONTAGNE, COUVERTURE VÉGÉTALE

La station se situe à 2 020 m d'altitude à proximité du Col des Cortalets *sur une crête* d'orientation générale N/NE – S/SW. La photographie (Pl. 24, en haut) permet de la situer par rapport au sommet du Canigou que l'on aperçoit en arrière-plan. Les *gneiss œillés débités par l'action du gel* constituent de part et d'autre de la crête un gigantesque chaos (Pl. 136 et fig. 115). Nous sommes ici au cœur de l'étage subalpin, dans la forêt de *Pinus uncinata*.

L'opposition des deux versants du point de vue des conditions de vie est particulièrement nette, et la couverture végétale la souligne d'une façon caricaturale. Cette constatation est un lieu commun, mais il convient toutefois d'y revenir brièvement.

En plaine et à basse altitude, l'intensité du rayonnement solaire reçu est relativement faible du fait de son absorption particlle par l'atmosphère. L'air y étant d'autre part plus comprimé est de ce fait plus dense et assure par convexion un transport non négligeable de calories du flanc ensoleillé à celui qui se trouve dans l'ombre. Enfin, la perte par rayonnement est particulièrement entravée par l'épais matelas atmosphérique. Les différences et les variations existent mais elles sont particulièrement amorties.

En haute montagne, il en va tout autrement. Le rayonnement peu absorbé est particulièrement intense. La déperdition calorifique par rayonnement jouit en retour de la même liberté relative. L'air, léger, peu dense, absorbant très peu de calories, reste froid et sa masse n'assure pas le transport compensateur de la soulane à l'ombrée. La fraîcheur du versant ombragé favorise la condensation et la rétention de l'eau, alors qu'au soleil, l'évaporation est particulièrement intense.

À ces remarques générales doivent se superposer des particularités macroclimatiques régionales. À la suite des travaux de L. EMBERGER (1936, 1955) et H. WALTER (1954) on sait que le climat des hautes montagnes constitue d'une façon générale un cas extrême du climat des plaines voisines. BAUDIÈRE et coll. font remarquer (p. 66) que « le relief peut modifier parfois très profondément les effets du macroclimat en introduisant des nuances locales d'ordre mésoclimatique ou microclimatique ».

Le déneigement sélectif de nature éolienne affecte les crêtes exposées tout au long de l'hiver. *Le déneigement thermique* intervient très tôt dans la saison, les associations des soulanes ventées sont alors livrées à des froids très vifs, dont la végétation basse des ombrées se trouve protégée par le manteau nival. La persistance de ce dernier conserve dans le sol une certaine quantité d'eau qui atténue les effets de la sécheresse estivale.

Les crêtes exposées des soulanes méditerranéennes sont encore plus différentes des ombrées que dans notre schéma initial car elles sont soumises à une sécheresse estivale particulièrement prolongée. La coupe schématique de la figure 115 enjambe la crête selon une direction SE/NW. La soulane porte une végétation ouverte qui se répartit dans le réseau de l'intervalle des blocs. Nous avons figuré schématiquement les principales espèces :

– *Cytisus purgans* (L) Benth, *Lilium pyrenaicum* Couan, *Rubus idaeus*, *Juniperus nana*.

Sur les rochers, on note une couverture de *Rhizocarpon* et d'*Umbilicaria* ces derniers étant surtout abondants près de la crête. Le versant ombragé et boisé est surtout caractérisé par le moutonnement des *Rhododendron ferrugineum* dont la hauteur donne une idée de l'épaisseur de la couche de neige au printemps. Ces arbustes y trouvent une protection contre les gelées printanières qui réalisent une véritable coupe sur les rameaux découverts.

Source : MNHN, Paris

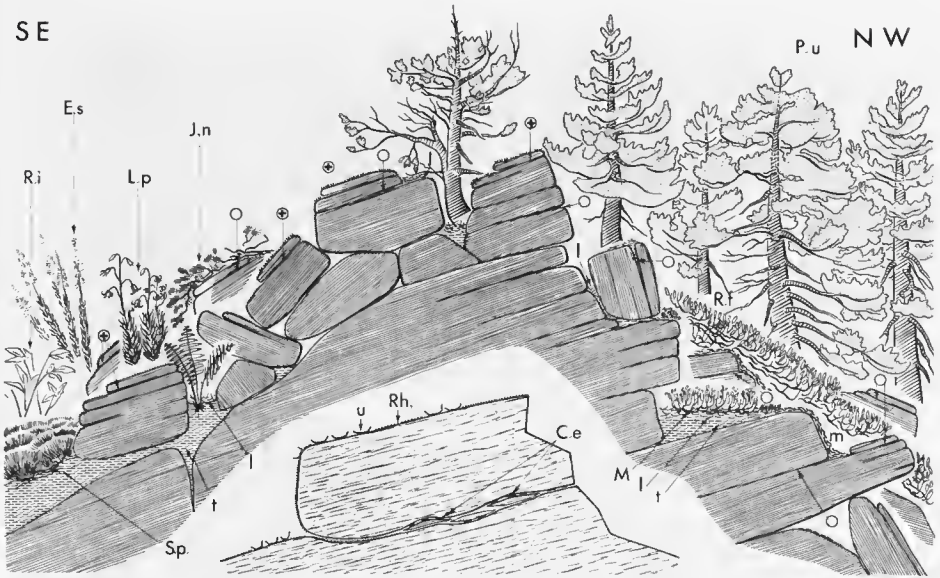


FIG. 115. — Coupe schématique de la crête au niveau de la station à *Caeculus echinipes*, au col des Cortatets (alt. 2 020 m) dans le massif du Canigou. On reconnaît sur la moitié gauche, la soulane qui fait l'objet de la photographie de la planche 24. L'ombrée étant schématisée à droite. Les flèches provenant des signes ⊕ indiquent des biotopes dans lesquels on peut rencontrer *Caeculus echinipes* Dufour 1832, celles qui proviennent de ○ vides désignent au contraire des endroits où l'on n'a jamais trouvé de *Caeculidae*. Au-dessous de cette coupe, nous figurons un détail de lithoclase de gélifraction abritant des *Caeculidae*. *C. e.*: *Caeculus echinipes* Dufour 1832; *E. s.*, *Epilobium spicatum* Lam.; *J. n.*, *Juniperus communis*; *l.* litière; *L. p.*, *Lilium pyrenaicum* Gouan; *M.*, *Vaccinium myrtillus* L.; *m.* tapis de mousses; *P. u.*, *Pinus uncinata* Ramond; *R. f.*, *Rhododendron ferrugineum* L.; *R. i.*, *Rubus idaeus* L.; *Rh.*, *Rhizocarpon lecanorinum* (Floerke) Anders et *Candelariella vitellina* (Ehrht.) Müll. Arg.; *t.* terre: *S. p.*, *Cytisus purgans* (L.); *U.*, *Umbilicaria*: *U. cylindrica* (L.) Del., *U. subglabra* (Nyl.) Harm., *U. decussata* (Vill.) Frey; deux espèces de *Parmelia* ont été relevées dans cette mosaïque de Lichens: *P. intestiniformis* (Vill.) Ach. et *P. stygia* (L.) Ach. v. *septentrionalis* Lynge.

Les déterminations de Lichens sont dues à l'amabilité du Professeur G. CLAUZADE, Agrégé de l'Université, à qui nous exprimons nos vifs remerciements.

Source : MNHN, Paris

B – RÉPARTITION DE *CAECULUS ECHINIPES*

1) RÉPARTITION DANS LA STATION DU COL DES CORTALETS

Nous avons récolté un assez grand nombre de spécimens de *C. echinipes* de tous âges dans les lithoclases de gélifraction exposées de la soulane.

Cette espèce se glisse dans le minuscule espace ménagé dans les blocs éclatés par le gel. Le gneiss œillé se débite en larges plaques dont les faces présentent des écailles sous lesquelles s'abritent souvent les animaux. L'intervalle des plaques gélives est généralement libre, un mince lit sablonneux s'accumule parfois dans les dépressions. Par ailleurs la surface de la pierre est noire et lisse.

Lorsque l'espace lithoclasique se trouve encombré par un mélange de particules minérales, et de produits de décomposition des aiguilles de Pin par exemple, les *Caeculidae* en sont absents, même dans les blocs découverts de la soulane. D'autre part, les lithoclases libres de l'ombrée n'en ont jamais montré.

Dans cette station, Caeculus echinipes porte donc son choix sur les lithoclases de gélifraction des blocs exposés en soulane aux rigueurs de l'hiver, à l'ensoleillement et à la sécheresse estivale. Il évite par contre les fentes chargées en éléments détritiques et les lithoclases froides et humides des blocs de l'ombrée.

Caeculus echinipes ne recherche pas essentiellement l'ensoleillement des plaques sous lesquelles il vit, c'est plutôt l'humidité qui doit le contraindre à éviter les ombrées. Sur un piton rocheux sec qui s'élève au-dessus d'une lande à *Cytisus purgans* à 1 380 m d'altitude sur le flanc Ouest du Canigou, nous l'avons récolté dans les lithoclases de l'ombrée. En fait les conditions de vie sur le flanc d'un piton rocheux isolé de diamètre relativement faible et presque sans couverture végétale et sans sol, ne sont pas comparables à celles qu'offre un rocher implanté dans la masse froide et humide d'une ombrée. Le piton voit sa masse s'échauffer sous l'effet de l'ensoleillement et il se trouve dans une ambiance relativement sèche.

2) RÉPARTITION ALTITUDINALE

FRANZ (1952, p. 101) donne la liste des différentes localités dans lesquelles on a récolté *Caeculus echinipes*. Les altitudes qui sont mentionnées permettent de constater que *cette espèce* qui a été récoltée en Suisse à 3 140 m d'altitude (Gornergrat, Walliser Alpen, SCHWEIZER, 1951) et à 300 m seulement près de Vienne en Autriche (Gumpoldskirchen FRANZ, 1952) *offre une répartition dont l'amplitude altitudinale est particulièrement remarquable.*

Dans les Pyrénées-Orientales, l'éventail est encore plus vaste puisqu'il *s'étend du glacier du Canigou 2 400 m* (FRANZ) *jusqu'à l'étage méditerranéen* du *Quercus ilex*. On peut évidemment objecter que la station de Pouade correspond à un microclimat relativement frais. L'éboulis qui se trouve au-dessus de la grotte creusée dans les calcaires cipolins bénéficie peut-être en plus des courants d'air provenant des fissures. *C. echinipes* se trouve sous les pierres au sein même de l'éboulis, mais il n'est pas abondant. Il est encore beaucoup plus rare dans les éboulis de la falaise de Font-Estramer, mais on peut l'y rencontrer, et il occupe peut-être un biotope qui a échappé, jusqu'à ce jour à nos investigations. Quoiqu'il en soit, cette station jouit plutôt d'un microclimat particulièrement chaud.

C. echinipes se trouve donc généralement sous les pierres dans les endroits secs découverts. C'est la seule espèce en Europe que l'on trouve en haute montagne, mais elle peut se rencontrer sporadiquement à basse altitude sous des pierres, dans des biotopes xérothermes.

Source : MNHN, Paris

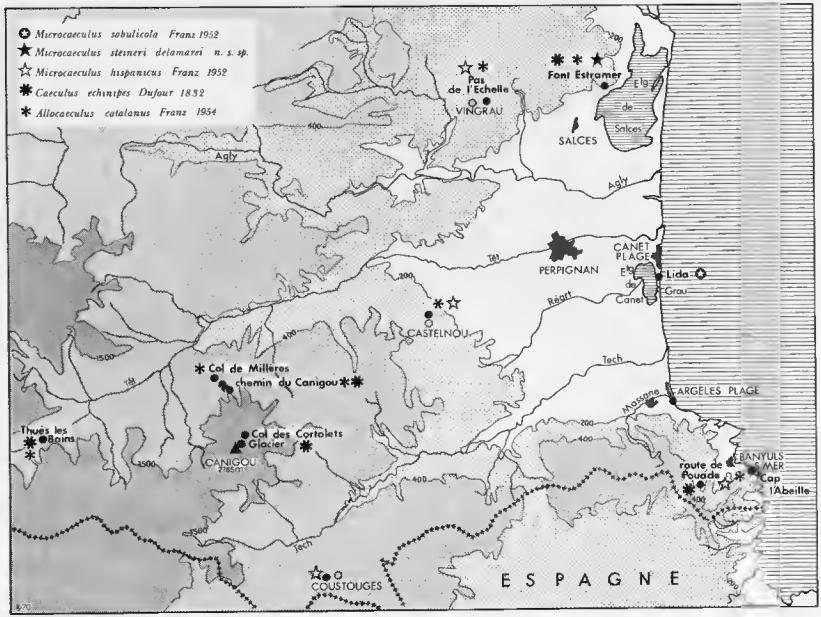


FIG. 116. — Carte des stations de *Caeculidae* des Pyrénées-Orientales dont il est question dans ce mémoire (dessin J. ROUGET).

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Ce coup d'œil sur l'écologie des *Caeculidae* des Pyrénées-Orientales a tout de même permis, malgré sa brièveté, de retirer une impression générale sur leurs exigences. Il s'agit avant tout d'animaux xérothermes, qui vivent dans les endroits ensoleillés, secs, bien drainés, pauvres en humus tels que les lithosols, les formations pelliculaires, les milieux saxicoles, lapidicoles, lithoclasiques et sabulicoles. Nous avons montré que de tels milieux ouverts se trouvent réalisés avec des composants différents, à toutes les altitudes et sur divers substrats. Ils peuvent correspondre à des formations écoclimaciques (dunes, falaises, crêtes des montagnes), ou à des stades de dégradation de nature anthropogène.

Plusieurs espèces peuvent cohabiter (*Allocaeculus catalanus* et *Microcaeculus hispanicus*) (*Caeculus echinipes* et *Allocaeculus catalanus*) tout en montrant de légères préférences pour tel ou tel biotope. D'autres ont des exigences très strictes. *M. sabulicola* se cantonne dans les sables fins mobiles peu couverts, *M. st. Delamarei* n. ssp. dans les éboulis libres sur rocher. Enfin, le domaine de *Caeculus echinipes*, s'étend de la plaine méditerranéenne aux soulanes des crêtes de l'étage alpin.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

L'étude d'un matériel mondial nous a permis de jeter les bases d'une révision systématique de la famille des *Caeculidae* qui fera l'objet d'un second mémoire. Mais nous avons tenu avant tout à dépasser le cadre de ce groupe qui nous a, en fait servi à la fois de prétexte et de moyen pour participer modestement à la diffusion des techniques, des méthodes de travail, et de quelques résultats puisés dans l'œuvre du Professeur GRANDJEAN, tout en étendant le champ de la nomenclature propre à son École.

Les récoltes qui provenaient des diverses collections, auxquelles nous avons eu accès, se limitaient généralement à quelques spécimens. La faible densité des populations nous a conduit à mettre au point des techniques d'extraction permettant de traiter commodément des prélèvements volumineux. Ces récoltes relativement abondantes ont livré toute la ***série des stases immatures actives***. L'élaboration de techniques particulières d'élevage a permis d'obtenir la ***ponte*** et le développement des ***prélarves*** et de faire ainsi connaître, pour la première fois chez les *Caeculidae* et chez trois espèces différentes, toutes les étapes du développement postembryonnaire qui constituent les données élémentaires pour toute étude ontophylogénétique.

Au cours de ce chapitre, nous avons tenu à insister sur l'importance de la ***qualité des techniques de préparation et d'observation***. Au bref rappel de l'usage de l'acide lactique et de la lame à concavité, nous avons ajouté quelques techniques personnelles. Un chapitre a été enfin consacré à l'énoncé de quelques principes de représentation graphique.

Dans le chapitre consacré à l'Évolution et à la segmentation, nous avons introduit les dernières ***théories relatives à la segmentation du corps chez les*** *Actinotrichida*. Nous avons rappelé à cette occasion les principaux résultats des travaux de GRANDJEAN et de Van der HAMMEN qui en constituent le fondement. L'ensemble de ces données a fait l'objet d'une schématisation synoptique.

Le chapitre consacré à la morphologie traite tout d'abord des ***téguments*** et des ***phanères***. La présence de pores groupés sur les sclérites élémentaires et dans la région distalo-ventrale des articles des appendices semble constante chez les *Caeculidae*. L'étude sommaire de la morphogenèse des poils au cours de la phase pupale a révélé que l'actinopiline apparaissait tout d'abord sous la forme d'un anneau basal et qu'il se constituait ensuite un cylindre creux ouvert à son extrémité proximale ; ce dernier se trouve finalement obstrué par un bouchon d'actinopilme.

L'étude de l'***ectosquelette chitineux*** du corps a fait tout d'abord l'objet d'une mise au point sur son ***architecture générale*** (sclérites, carènes, dépressions, attaches musculaires, apodèmes...). Par la suite nous nous sommes plus particulièrement attardé sur la ***région antérieure du corps***. Cette partie confuse, d'interprétation délicate, et très mal connue, comporte des éléments caractéristiques des Acariens Prostigmates et des *Actinatrichida* primitifs. Le plus remarquable d'entre eux est sans conteste le ***naso avec son œil infère***. Nous avons montré que les *Caeculidae* ne constituaient pas une exception parmi les *Actinotrichida*, possesseurs de ce prolongement antérieur du corps que l'on s'accorde à considérer comme un vestige de la région acronale. La paire d'yeux primitifs qu'ils portent se situe bien en effet à sa face inférieure et non dans sa région dorsale comme on le pensait auparavant. Mais elle se trouve alors dans un ensemble de structures complexes et originales qui n'est pas sans rappeler une étape du développement de l'œil antérieur de *Telyphonus caudatus*. Les yeux sont situés au fond d'un puits tégumentaire ventral et font face, à travers le naso à une cornée bombée transparente différen-

Source : MNHN, Paris

ciée secondairement dans son tégument dorsal. La comparaison des structures des régions antérieures du corps des *Caeculidae* avec celles de certains Orihates, qui furent décrites chez *Hermannia convexa* par Van der HAMMEN, nous a conduit à souligner de nombreuses homologies, et à voir dans le rostre de ces Acariens l'équivalent du naso des *Caeculidae*.

Les ***gaines chélicérienne*s** devaient également retenir notre attention car elles constituent la zone d'émergence de deux ensembles d'organes qui creusent à leur surface des gouttières ou taenidies : le canal podocéphalique et l'appareil respiratoire. Ces organes étaient fort mal connus et cette ignorance était d'autant plus regrettable qu'ils ont une importance capitale du point de vue de la phylogénie. Le ***canal podocéphalique*** semble, de plus en plus, être caractéristique des *Actinotrichida*, et les trachées chélicériennes ont servi à singulariser les Prostigmates. Nous avons donné pour la première fois chez les *Caeculidae* une figuration d'ensemble et une étude détaillée du canal podocéphalique et de ses ducti afférents. Le nombre de ces derniers est exceptionnel : on en compte cinq alors qu'il est habituellement de trois. La répartition de l'ensemble des ***glandes coxales*** nous a fait songer à un système excréteur à répartition métamérique. Nous avons surtout fait connaître la morphologie des taenidies des gaines chélicériennes, dont les trajets sont confus et qui avaient fait l'objet d'interprétations erronées. Le canal podocéphalique constitue une gouttière qui contourne la base des chélicères par leur face antiaxiale et ventrale. Les ***péritrèmes***, quant à eux naissent également à la face ventrale mais au-delà d'un pli, en situation plus distale. Ils cheminent ensuite du côté paraxial et sur la face dorsale des gaines. Nous avons reconnu chez les *Caeculidae* deux types de péritrèmes. Le plus répandu (*Allocaeculus*, *Caeculus*, *Microcaeculus*,...) a un caractère très primitif. Il s'agit d'une simple gouttière qui prend l'aspect d'un tube en se refermant sur lui-même. Elle s'entrouve lors du passage sur la face dorsale. L'ouverture qui en résulte de chaque côté, près du plan sagittal est un ***néastigmate imparfait***, les bords des taenidies restant libres sur tout leur parcours. Le genre *Procaeculus* offre un type plus évolué chez lequel les taenidies s'affrontent, leurs bords homologues devenant coalescents ; un ***vestibule*** et un ***néastigmate parfaits*** sont en cours d'élaboration. Les stigmates occupent une situation paralatéro-ventrale qui correspond à ce qui semble être l'emplacement des invaginations primitives des trachées chélicériennes des Acariens Prostigmates. Les troncs trachéens principaux sont particulièrement larges et les piliers chitineux de soutien, ou ***trabécules***, qui s'opposent à l'affaissement des parois, ont peut-être évité le cloisonnement en Y ou en deux troncs parallèles que présentent d'autres Acariens Prostigmates.

La région buccale et le pharynx ont également donné lieu, pour la première fois chez les *Caeculidae*, à une étude détaillée de laquelle nous retiendrons la morphologie particulière du labre et de la cavité préorale. Le labre contient une baguette chitineuse qui joue certainement un rôle capital dans ses mouvements. Les parois de la cavité préorale présentent des sclérites et les indurations commissurales prennent une extension inhabituelle.

La ***complexité du gnathosoma*** nous a conduit à proposer un ***modèle schématique*** de cette région afin de permettre au lecteur de mieux saisir la forme de ses différents éléments et les relations spatiales qui existent entre eux.

L'étude ontophylogénétique qui fait l'objet de la troisième partie comporte deux chapitres dont la séparation est justifiée par la nature des phénomènes évolutifs en jeu, d'une part, l'inhibition calyptostatique qui frappe la prélarve et, d'autre part, la régression par retardement ou la néotrichie qui concernent les stases actives.

Nous avons fait connaître pour la première fois, et chez trois espèces, les ***prélarves*** des *Caeculidae*. L'étude de ces formes insolites est précédée d'un rappel de nos connaissances sur les prélarves des *Actinotrichida* et sur l'***inhibition calyptostatique***. Leur morphologie a fait l'objet d'études comparatives. Elles sont construites sur le même type dans les deux genres considérés et se situent parmi les formes les plus primitives actuellement connues. Elles rappellent beaucoup l'état de celles d'*Anystis* auprès duquel on doit d'ailleurs ranger les *Caeculidae*. Elles offrent toutefois quelques traits originaux : la disposition des pattes et la présence de cinq paires de vestiges de ducti de glandes coxales. Notre attention a été plus spécialement retenue par la région antérieure du corps, et nous avons été conduit à émettre une hypothèse relative à la genèse des formations apodématiques réticulées du gnathosoma.

L'***étude des stases actives*** a donné lieu à deux chapitres, l'un consacré au corps, l'autre aux appendices. À propos du ***corps*** nous avons tout d'abord envisagé les ***larves*** et ce fut pour nous l'oc-

Source : MNHN, Paris

casion de figurer en détail celle de *Caeculus echinipes* et d'en faire connaître d'autres. Leur forme générale et leur chétotaxie particulièrement régressive sont fondamentalement identiques, mais on retrouve en chacune d'elles la personnalité du genre ou de l'espèce considérée. L'***organe de Claparède*** fait l'objet d'un rappel de nos connaissances, celui des *Caeculidae* se situant parmi les formes les plus régressives.

Chez les autres stases l'étude du développement de la chétotaxie du corps de plusieurs espèces apporte des données qui nous permettent de tenter de reconnaître les éléments de la ***chétotaxie primitive*** et d'essayer de retrouver les ***principales tendances évolutives*** permettant de comprendre l'origine de la diversité des formes actuelles. Parmi les difficultés majeures que nous avons rencontrées, il faut citer les poils sagittaux impairs qui constituent l'un des traits originaux de la chétotaxie des *Caeculidae*. Nous demeurons très perplexe quant à leur nature, et, devant l'impossibilité d'un choix catégorique, nous proposons plusieurs interprétations. Parmi eux toutefois le poil *Po* semble correspondre à une paire primitive qui s'exprime différemment suivant les tendances évolutives auxquelles elle est soumise. Le riche éventail que nous offre la chétotaxie des *Caeculidae* nous a permis de dégager deux tendances principales : l'une simplificatrice, l'***évolution régressive par retardement***, l'autre multiplicatrice, la ***néotrichie***. Deux tableaux schématiques en rendent compte. Ces deux modalités évolutives, opposées quant à leurs effets peuvent se manifester au sein d'un même genre, voire même d'une même espèce. Nous proposons une interprétation schématique de ce phénomène pour le genre *Microcaeculus* ; les différents types de chétotaxie y sont disposés par rapport à un moyen terme hypothétique. La diversité des formes néotriches dans cette famille nous a incité à nous attarder sur ce phénomène multiplicateur encore mal connu. En fait il ne s'agit pas semble-t-il d'une multiplication de poils, mais plutôt d'une addition, les poils primitifs étant toujours reconnaissables dans la foule des néotriches. Ces derniers se disposent le plus souvent en ligne, le désordre apparaissant lorsqu'ils deviennent très nombreux. Leur répartition fait apparaître des champs de néotrichie qui constituent de véritables ***territoires*** placés chacun sous la tutelle d'un poil primitif. Les derniers apparus sont généralement les moins développés et l'on a pu mettre très souvent en évidence l'existence d'un gradient de taille qui conduit du plus petit poil néotriche au poil primitif de son territoire. Cette remarque s'est avérée fort utile lors de la délimitation des territoires de certains poils primitifs chez *Allocaeculus*. Les manifestations de la néotrichie apparaissent sous un jour très capricieux, et bien que l'on note parfois une certaine coordination dans son développement au niveau des sclérites, elle demeure avant tout un phénomène à caractère local pour l'action duquel le territoire du poil primitif constitue l'unité de base. Dans le genre *Procaeculus* cette évolution progressive semble aller de pair avec l'augmentation de taille. La face dorsale du corps nous a donc offert une entité, riche en événements chétotaxiques et particulièrement démonstrative.

Les appendices devaient, pour leur part, poser surtout des problèmes que nous nous sommes attachés à souligner et parfois à résoudre. Les données de bases furent également ici l'étude de l'ontogenèse de la chétotaxie chez plusieurs espèces. Nous avons également porté une attention constante aux écarts à la chétotaxie ; ils se sont toujours avérés pleins d'enseignements. Nous avons montré que l'***évolution de la chétotaxie pédieuse*** ne pouvait pas se ramener à un schéma simple, selon lequel, au cours du développement, des verticilles de poils s'ajouteraient à chaque stase dans la partie la plus distale de l'article considéré et que ces poils tardifs dans l'ontogenèse feraient, au cours de la phylogenèse, l'objet d'une élimination par retardement, ou d'une autre manière, s'ils sont eustasiques par exemple. De tels processus constituent vraisemblablement la toile de fond sur laquelle se projettent d'autres modalités qui créent une certaine confusion. Nous avons notamment fait remarquer que les poils de fin de suite n'étaient pas les seuls à être appelés à disparaître, mais que les poils capitaux eux-mêmes et les poils moyens des alignements pouvaient se voir éliminés au cours de l'Évolution. Mais les éléments de cette chétotaxie lacunaire ne conservent pas leur disposition primitive et il faut alors tenir compte des déplacements qui interviennent secondairement. Nous avons montré, pour les eupathidies notamment qu'ils pouvaient avoir lieu dans le sens longitudinal et dans le sens transversal. Ils se ramènent toujours soit à une avancée relative, disjonction, soit à un ahaissement, les deux étant souvent combinés. Il arrive ainsi que des poils occupent secondairement une position qui relèverait d'un autre alignement primitif dans d'autres groupes d'Acariens.

Source : MNHN, Paris

On s'accorde d'autre part à penser que les différentes pattes d'un Acarien dériveraient d'un même modèle appendiculaire primitif, et qu'à l'origine les articles d'un même appendice auraient été semblables. Au cours de l'Évolution ils ont subi des modifications en rapport avec leur situation. Les pattes postérieures sont plus fortement atteintes que les autres par l'Évolution régressive. Il en est de même pour les trochanters par exemple. Il y aurait en quelque sorte un gradient évolutif postéro-antérieur et basi-distal, mais ce n'est pas aussi simple que cela. Quoiqu'il en soit nous avons pu mettre à profit cette disparité des statuts évolutifs de manière à entrevoir les ***étapes de l'érolution régressive qui*** a frappé la chétotaxie des appendices. Nous avons choisi des articles moyens, tibia et génual, qui en raison sans doute de leur position, laissent imaginer la chétotaxie primitive à travers un réseau moins défiguré. Le caractère eustasique de la différenciation eupathidique en (*13*) nous a fourni un repère homologue et nous avons proposé un schéma. Mais, même si ce dernier a quelque part de vérité, il ne saurait convenir à tous les articles; nous ne connaissons pas encore suffisamment les priorités et il semble qu'elles ne soient pas identiques d'un article à l'autre. Les cascades d'hypothèses jettent toujours un lourd discrédit sur les raisonnements. Nous sommes conscients du fait que nous n'avons pas apporté la Solution; notre but était surtout de proposer un sujet de réflexion sur un problème délicat qui est encore loin d'être résolu.

Dans la dernière partie de notre travail nous avons consigné des observations effectuées dans les domaines de la ***Biologie du développement***, de l'***Éthologie*** et de l'***Écologie***.

La découverte récente de *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. nous a offert un matériel relativement abondant et dont l'observation directe sur le terrain était enfin possible. Nous avons montré qu'il y avait au cours de l'année une ***époque de pupaison*** condensée vers la fin du printemps et le début de l'été, au moment où nous avons obtenu les pontes en élevage. En dehors de cette période nous n'avons noté aucune transformation chez les stases âgées; la coexistence de toutes les nymphes et des adultes tout au long de l'année nous laisse supposer que nous assistons à des superpositions de générations et que le développement et la vie de ces *Caeculidae* se déroule sur plusieurs années.

Le comportement des *Caeculidae* recèle deux activités originales :

– la ***capture des proies***;
– le ***fouissement trépidant***.

Les *Caeculidae* capturent leurs proies à l'aide de leurs pattes antérieures qui se comportent comme une cage articulée qui s'abat sur la proie, l'emprisonne et la presse contre le gnathosoma qui la transperce et la suce.

Microcaeculus sabulicola des plages littorales pénètre dans le sable fin semi-mobile en ébranlant les grains, ce qui a pour effet de fluidifier cette couche meuble et de permettre sa progression. Cette activité que l'on déclenche à volonté, sur du sable de la station, grâce à un courant d'air, constitue probablement une adaptation à ces milieux sabulicoles tyrannisés par les vents.

Au cours du dernier chapitre nous nous sommes proposé de faire connaître les ***principaux types de biotopes fréquentés par les Caeculidae*** dans le cadre d'une région où une zonation condensée leur offrait une multitude de possibilités. Nous avons brossé à grandes touches le tableau des différentes ambiances qui semblent convenir à ces animaux en choisissant, pour chacune des cinq espèces considérées, une station particulièrement florissante et en situant nos animaux dans leur ambiance végétale. Ils sont avant tout xérothermes; ils vivent dans des endroits ensoleillés, secs, bien drainés, pauvres en humus, tels que les lithosols, les formations pelliculaires, les milieux saxicoles, lapidicoles, lithoclasiques et sabulicoles. Ces formations ouvertes peuvent être de nature écoclimaciques (dunes, falaises, crêtes de montagnes) ou résulter d'une dégradation d'origine anthropogène. Plusieurs espèces peuvent cohabiter tout en montrant une légère préférence pour un certain type de biotope. D'autres ont des exigences très strictes : *Microcaeculus sabulicola* se cantonne dans les sables fins semi-mobiles et *M. st. delamarei* n. ssp. affectionne particulièrement les éboulis libres sur rocher. *Caeculus echinipes* présente une répartition à grande amplitude et constitue dans la région le seul représentant de la famille à partir d'une certaine altitude.

Source : MNHN, Paris

ANNEXE

DIAGNOSES PRÉLIMINAIRES DES ESPÈCES CITÉES

Ces brèves diagnoses seront complétées dans un prochain mémoire qui sera consacré à la révision de la famille à l'échelle mondiale.

Caeculus krantzi n. sp. (fig. 57).

Cette espèce est apparentée à *Caeculus echinipes* Dufour 1832 et plus particulièrement proche de *Caeculus archeri* Mulaik 1945 dont le type est actuellement introuvable.

Elle diffère de cette dernière par des détails de sa chétotaxie et de sa morphologie :

- la néotrichie est plus accentuée (voir fig. 57 B);
- le poil *Po* est représenté par une paire amoindrie et non par un poil impair claviforme normal;
- le trochanter I porte deux poils supplémentaires en position latérodorsale face seconde, alors que *C. archeri* est totalement dépourvu de poils *l''*;
- le sclérite *A* offre une morphologie différente, la carène transversale antérieure est régulièrement arrondie et la moitié antérieure de l'aspidosoma ne comporte pas de rétrécissement marqué au niveau des coxae I; sa forme générale offre des proportions différentes.

Dimensions de la femelle représentée : 1690/1280 u.

Locus typicus « Ex. Manzanita litter, 3 800 , 32 mi. E. of Sweet Home, Orégon, Coll. J. D. Lattin, Collection de l'Institut of Acarology, Ohio, 1 A. 107.

Dépôt : Collection of the Institut of Acarology, Ohio Agricultural and Development Center. Wooster, Ohio, 44691. Une série syntypique.
– Collection of the Department of Entomology, Oregon State, University, Corvallis, Oregon, 97331. Topotypes.
– Collection de l'auteur, cotypes.

Microcaeculus steineri delamarei n. ssp. (fig. 73).

Cette forme est très proche de *Microcaeculus hispanicus steineri* Franz 1953, qui fut récoltée par W. Steiner dans la Sierra Nevada à 2 700 m d'altitude. Nous l'élevons au rang d'espèce. L'examen du type de *Microcaeculus steineri steineri* (Franz) 1953 n. comb. nous a révélé la présence des poils *Pm* et *Pp* et l'absence des trois poils figurés sur la face dorsale de l'opisthosoma entre les alignements transverses *d* et *e*.

La sous-espèce catulane est plus grosse (1750 u/1270 u chez le spécimen figuré); la mélanisation et la sclérotisation du corps semblent moins accentuées que chez la forme espagnole; la chétotaxie est la même mais on note régulièrement une différence très nette et constante dans la taille des poils spiniformes de la première paire de pattes; chez *M. st. delamarei* n. ssp., ils sont nettement plus longs et plus aigus.

Locus typicus : éboulis libre sur les rochers de la falaise calcaire de Font-Estramer près de Salses, à 15 km au Nord de Perpignan, Pyrénées-Orientales, France.

Dépôt : Collection d'Acarologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris; série syntypique.
– Collection de l'auteur, cotypes.

Microcaeculus nicoleae n. sp. (fig. 82 E).

Cette espèce est certainement parmi les plus remarquables. La couleur et l'aspect de ses téguments sont assez inattendus chez les *Caeculidae*. Elle est ivoire avec des taches acajou-clair. Les plus marquées sont les suivantes :

Source : MNHN, Paris

– une tache en haltère placée longitudinalement dans la région sagittale du sclérite *S* ;
– et de chaque côté des plages plus ou moins circulaires situées au niveau de la lyrifissure *im*, et entre les bases des poils *d 1* et *d 2* et entre celles de *e 1* et *e 2* d'autre part.

Les pattes sont également blanc-ivoire, elles sont seulement marquées de roux aux extrémités des articles au bord de l'articulation.

Les poils dorsaux du corps sont tous minuscules ; au premier abord l'animal paraît glabre ; il faut chercher les poils avec un peu d'attention. Ce sont de petites massues à cavité médullaire qui ressemblent aux poils amoindris de certaines larves.

La chétotaxie est du type de celle de *Microcaeculus liguricus*, paléotrichie sans poils sagittaux dorsaux. Il faut toutefois remarquer que chez une femelle le territoire *Pp* porte deux poils et que *d 1* manque des deux côtés chez l'un des deux mâles.

Les poils spiniformes de l'alignement *v* des P I sont longs et offrent la forme d'une baguette de tambour à extrémité finement échinulée. Leur formule basidistale est : 1 — 1 — 1 — 2 — 3.

Parmi les caractères les plus remarquables il faut citer la longueur démesurée des ongles des P IV (fig. 82 E).

Les deux paires de pattes antérieures sont relativement courtes et les deux dernières paires particulièrement longues.

Cette espèce semble se situer entre les formes du type *Microcaeculus steineri* et celles que nous regroupons dans le genre *Calocaeculus* n. gen.

Locus typicus : Bloeddrif.
Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.
Syntype : une femelle et deux mâles, 26-XI-1962.

Allocaeculus erinaceus n. sp. (fig. 71 B).

Cette espèce est très proche de *A. hystrix* (R. F. Lawrence) 1939 (Hluhluwe Game Reserve, Zululand) dont nous avons figuré l'holotype (fig. 71 B). Les différences que l'on note au niveau des poils dorsaux du corps et des pattes concernent à la fois la morphologie des poils et la chétotaxie proprement dite.

L'hétérotrichie est encore beaucoup plus marquée que chez *A. erinaceus*. Ses poils primitifs, érigés, latéro-dorsaux, sont encore plus longs que ceux de *A. hystrix*. Ce caractère concerne également les poils dorsaux des trochanters qui portent de véritables ergots chez *A. erinaceus*.

Par contre les poils des territoires *Pp a 1* et *b 1* sont nettement plus petits.

On ne compte enfin qu'un poil court sur les territoires *a 1* et *b 1* alors qu'il y en a deux très développés sur les territoires homologues de *A. hystrix*.

Locus typicus : Ingwavuma, Afrique du Sud.
Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud. 1 *Holotype*, R. F. Lawrence coll. juillet 1951.

Allocaeculus hirsutus n. sp. (fig. 69).

C'est une espèce qui se distingue immédiatement de celles qui sont actuellement connues dans ce genre, par l'aspect hirsute de sa chétotaxie dorsale. Les poils sont très nombreux, particulièrement longs et flexueux, et les poils primitifs ne se distinguent aisément des autres qu'au niveau des alignements transverses *d* et *e*.

La formule basidistale des poils spiniformes développés de l'alignement *v'* des pattes antérieures est la suivante : 3 — 2 — 1 — 2 — 3.

Dimensions de l'holotype : 1840 u/1180 u.

Locus typicus : Glencoe, Afrique du Sud.
Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.
Holotype : 1 femelle, R. F. Lawrence leg.

Allocaeculus kalahariensis n. sp. (fig. 70 A).

C'est une espère dont la chétotaxie est, dans ses grandes lignes du type de celle de *A. catalanus* Franz 1954. Elle se distingue des autres espèces, très nettement au premier abord, par l'aspect des poils primitifs dorsaux postérieurs à *Pm*. Ils sont en massue courte finement muriquée, et, sur le sclérite D, *a 1*, *b 1* et *c 1* sont plus courts que les poils néotriches de leur territoire respectif, ce qui est tout à fait inhabituel.

On remarquera également la différence de taille et de forme qui se manifeste entre les poils des territoires *Pp* et *Pm*.

Les pattes de l'holotype sont relativement claires pour un représentant du genre *Allocaeculus*. La formule basidistale des poils spiniformes de l'alignement *v'* de la patte I est : 3 — 1 — 1 — 2 — 3. Ces poils sont longs et aigus.

Dimensions de l'Holotype : 1680 µ/980 µ.

Source : MNHN, Paris

Locus typicus : Kalahari Gemsbok National Park, Afrique du Sud.
Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.
Holotype : 1 femelle, M. K. Munro coll., R. F. Lawrence leg. juillet 1956.

Allocaeculus circinatus n. sp. (fig. 80).

C'est une espèce de grande taille (2080 µ/1360 µ) immédiatement reconnaissable, parmi les formes actuellement décrites, à l'aspect bouclé de sa pilosité dorsale. Dans la région moyenne du corps et à la face dorsale les poils primitifs et les poils néotriches de chaque territoire se disposent en éventail. Ils sont allongés, falciformes, recourbés vers l'arrière et présentent un net gradient de taille. La disposition en ligne des poils des territoires *a 1*, *b 1*, *c 1*, *a 2* et *b 2* qui ressort sur le schéma de la figure 80 B est particulièrement remarquable. L'ensemble de la chétotaxie dorsale du corps ainsi que des détails relatifs à la morphologie des principaux types de poils ont été figurés.

Les pattes de l'holotype sont noir de poix, la formule basidistale des poils spiniformes de l'alignement *v'* de la patte I est : 3 — 2 — 1 — 3 — 3.

Locus typicus : Chaub farm in Otavi highlands, 25 km south Tsumeb, South West Africa.
Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.
Holotype : 1 femelle, 9-III-1969, B. Lamoral coll.

Allocaeculus nigeriensis n. sp.

Sa chétotaxie et sa forme générale sont du type *A. catalanus*. Cependant, les poils primitifs des territoires *Pp*, *a 2* et *b 2* ne sont pas droits, mais assez longs, falciformes et rejetés vers l'arrière.

Le caractère le plus remarquable de cette espèce est l'absence totale de néotriche sur le sclérite *D*. Seuls les poils primitifs *a 1*, *b 1* et *c 1* sont présents ; ils sont même bien développés, surtout *a 1*, et *b 1* qui sont couchés vers l'arrière et constituent deux paires rapprochées près du plan de symétrie.

La formule basidistale des poils spiniformes de l'alignement *v'* des P I est la suivante : 3 — 1 — 1 — 2 — 3.

Les poils du trochanter I sont d'assez bonne taille, isodiamétriques et arqués vers l'avant dans un mouvement d'ensemble. Le corps et les pattes sont testacés.

Locus typicus : Ibadan, Nigeria.
Dépôt : College of Agriculture, Department of Entomology, University of Missouri, Columbia 65201, U.S.A.
Syntype : 3 adultes Ex Berlese of chipped and rotted wood 5/V/1965 leg. R. D. Shenfelt.

Neocaeculus lamorali n. sp. (fig. 84 D).

Cette espèce est à ranger au sein du genre *Neocaeculus* Coineau 1967, que nous avons décrit de Nouvelle-Zélande et dont nous avons fait connaître récemment, en collaboration avec W. Enns, 1969, deux nouvelles espèces australiennes.

Il est caractérisé par une chétotaxie très peu néotriche, par la morphologie de l'aspidosome (bourrelet transversal antérieur, dépressions et carènes longitudinales de l'aspidosoma très marquées), par la présence du solénidion φ à la patte IV, par la forme du palpe large et subcylindrique.

N. lamorali se distingue de l'espèce type *N. luztoni* du point de vue de sa chétotaxie dorsale par :

— la présence de deux paires *Pp*
— et l'existence d'une paire de poil à la place du poil *e s*.

Sa véritable originalité au sein de ce genre réside dans la morphologie et la chétotaxie des pattes. Elles sont trapues et portent des poils spiniformes renflés. Mais ce qui est le plus remarquable c'est la multitude des poils qui recouvrent entièrement, entre autre, la face dorsale des trochanters I et des basifémurs I, comme on peut le constater sur la figure 84 D. Il n'est pas impossible que cette espèce soit proche de *Caeculus andrei* R. F. Lawrence 1939. Nous demeurons perplexe sur la position systématique de cette dernière espèce dont le type n'a pu être retrouvé. Les poils de l'alignement *v* des P I sont implantés au sommet d'une verrue basale particulièrement développée. Ils rappellent ceux de *Neocaeculus bornemisszai* Coineau et Enns 1969 (fig. B). Leur formule basidistale est : 0 — 1 — 1 — 3 — 4.

Locus typicus : « De Waal farm, 10 km north of Leonardville, S.W.A. (Kalahari).
Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.
Syntype : trois adultes leg. B. Lamoral, 18/3/1969 ;
1 cotype, temporairement dans la collection de l'auteur.

Cette espèce est dédiée au Docteur Bruno Lamoral, Conservateur de la Collection d'Arachnologie du Natal Museum, à Pietermaritzburg, Afrique du Sud, qui nous a très aimablement communiqué pour étude plusieurs espèces extrêmement intéressantes ; nous tenons à lui témoigner toute notre reconnaissance.

Source : MNHN, Paris

Procaeculus magnus n. sp.

P. magnus n. sp. qui doit être placée aux côtés de ces grandes espèces fortement néotriches que sont *P. archidicolis* (Mulaik S. et Allred D. M.) 1954 et *P. potosi* (Mulaik S. et Allred D. M.) 1954, est certainement très proche de cette dernière dont le type demeure malheureusement introuvable.

Une comparaison du schéma de la figure 76 avec la représentation de la face dorsale de *P. potosi* (Mulaik S. et Allred D. M., 1954, fig. 3) montre que la poussée néotriche se manifeste, parfois même très fortement, au niveau de tous les territoires. Nous ne pensons pas que ces additions de poils néotriches soient à mettre au compte des écarts à la chétotaxie. Nous manquons de données sur les variations intraspécifiques de la chétotaxie chez les espèces fortement néotriches du genre *Procaeculus*. Nous ne cachons donc pas notre incertitude, mais, faute de pouvoir l'identifier formellement à *P. potosi*, nous préférons la considérer comme nouvelle. La description détaillée qui suivra constituera un élément pour cette discussion.

Voici quelques-unes de ces différences. Le territoire *a 2* comporte 5-6 poils chez *P. magnus* et seulement 3 chez *P. potosi*. Le territoire *c 2*, 5-6 également contre 4. On note un poil impair entre les poils (*a 1*) et un autre en avant de la paire (*b 1*). Cette tendance se manifeste aussi au trochanter 1. Le détail de cet article chez *P. potosi* (Mulaik S. et Allred D. M. 1954, fig. 10) montre 5 poils alors que nous en dénombrons 9 chez *P. magnus*. Enfin, une autre différence concernant la patte 1 : le génual 1 de *P. magnus* ne possède que deux poils *v'* alors qu'on en compte 3 sur celui de *P. potosi* (Mulaik S. et Allred D. M.), 1954, fig. 15. En outre elle semble être plus grande : 1700 u/1300 u.

Locus typicus : « Mazatlan, Sin., Mexico ».

Dépôt : Smithsonian Institution, United States National Museum, Washington, D. C., 20560.

Holotype : Une femelle vraisemblablement interceptée à la station de quarantaine de Laredo (Texas), sur un lot d'Orchidées importées du Mexique. Lewis col. 24 mars 1960, lot 60-8031.

Calocaeculus n. gen.

Ce genre est très proche de *Microcaeculus*, peut-être serons-nous par la suite conduit à le considérer comme un sous-genre. Ses pattes ont des griffes à deux ongles très inégaux et il ne possède pas de trichobothrie *bt* aux tarses I et II. L'aspect général du corps rappelle celui des grandes espèces de *Microcaeculus* telles que *M. st. delamarei*. Les deux dernières paires de pattes sont plus longues que les P1.

La mélanisation est lacunaire et laisse apparaître des taches claires. Le caractère le plus remarquable concerne la chétotaxie dorsale. Une très forte néotrichie affecte les territoires des poils des sclérites *D*, *M* et *P* alors qu'elle épargne ceux des sclérites *A* et *L*, où seuls les poils *Pp* et *a 2* peuvent être accompagnés d'un ou deux poils néotriches (fig. 78 A et C). Nous sommes là en présence d'une manifestation néotriche originale. Il convient d'ajouter à cela la curieuse position des poils du sclérite *D* qui constituent des faisceaux obliques ou transverses.

Calocaeculus lawrencei n. gen., n. sp. espèce type.

C'est une espèce pie, brun foncé largement maculée de blanc. Les pattes sont d'un noir mat. Nous figurons le détail de sa chétotaxie dorsale sur la figure 78 à laquelle nous renvoyons le lecteur. Nous attirons par ailleurs l'attention sur le dimorphisme sexuel qu'elle présente. Le mâle (fig. 78 C) qui est plus petit que la femelle, a des poils beaucoup plus longs que cette dernière et montre deux poils sur le territoire *a 2*.

Locus typicus : Pearston in Somerset East.

Dépôt : Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.

Syntype : 2 adultes, III/1965, R. F. Lawrence, leg.

Andocaeculus n. gen.

Ce genre est destiné à recevoir les espèces que H. Franz a fait connaître d'Amérique du Sud. Nous proposons une brève diagnose différentielle.

Espèce type : Microcaeculus brundini Franz 1962 (Arroyo Lopez, Prov. Rio Negro, Argentine).

La morphologie générale et le type de chétotaxie dorsale rappellent ce que l'on connaît des espèces des genres *Microcaeculus* Franz 1952, et *Caeculus* Dufour 1832.

Les pattes diffèrent de celles de ces deux genres par la combinaison de deux caractères importants : *Andocaeculus* possède des ongles inégaux comme *Microcaeculus* et des trichobothries pédieuses *bt* aux deux premières paires de pattes comme *Caeculus*.

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer
et Laboratoire d'Écologie générale
du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, 91800 Brunoy.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ABBAYES, H. des, 1951. — Traité de Lichénologie. P. Lechevalier Édit., 217 p.

ANDRÉ, M., 1927. — Acariens recueillis en Algérie et en Tunisie par M. H. GAUTHIER (1re liste). *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **18** : 164-172.

ANDRÉ, M., 1932. — Thrombidiformes divers recueillis par H. Gadeau de Kerville. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **57** : 485.

ANDRÉ, M., 1934. — L'épistome et l'appareil buccal des *Caeculus* (Acariens prostigmatiques). *Entom. Ber.*, **200** : 93-96.

ANDRÉ, M., 1935 a. — Une espèce nouvelle du genre *Caeculus* (Acarien) recueillie aux îles Salvages. Croisière du « Président Théodor Tissier 1933 ». *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e sér., **7** : 113.

ANDRÉ, M., 1935 b. — Notes sur le genre *Caeculus* Dufour (Acariens) avec description d'espèces nouvelles africaines. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, Volume jubilaire : 79-127.

ANDRÉ, M., 1938. — Une nouvelle espèce sénégalaise du genre *Caeculus* (Acarien). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **63** : 264-269.

ANDRÉ, M., 1949. — Ordre des Acariens. In traité GRASSÉ, **6** : 794-812, Masson et Cie Éditeur.

ASANUMA, K., 1940. — Occurrence of Acari of the family *Caeculidae* in Japan. Annotnes Zool. Jap., **19** (4) : 271-275.

BANKS, N., 1899. — An American Species of the Genus *Caeculus*. *Prov. Entom. Society Washington*, **4** : 221-222, fig. 16.

BANKS, N. — Description of some new Mites. *Proc. ent. Soc. Wash.*, **7** : 135-136, fig. 15.

BATOR, A., 1953. — *Caeculus echinipes*, ein postglaziales Wärmezeitrelikt? *Zool. Anz.*, **150** : 136-138.

BARRA, J. A., 1969. — Tégument des Collemboles. Présence d'hémocytes à granules dans le liquide exuvial au cours de la mue (Insectes, Collemboles). *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci.*, Paris, **269** : 902-903.

BAUDIÈRE, A. et Coll., 1970. — Société Botanique de France. 98e Session extraordinaire II. Font-Romeu, 4-13 juillet, 138 p.

BAUDIÈRE, A. et Coll., 1970. — Société Botanique de France. 98e Session extraordinaire I. Perpignan-Superbolquère, 15-26 mai 1970. 96 p.

BERLÈSE, A., 1882-1893. — Acari Myriapoda et scorpiones hucusque in Italia reperta.

BERLÈSE, A., C. LEONARDI, 1902. — Acari sud americani. *Zool. Anz.*, **25**.

BHARUCHA, F. R., 1932. — Étude écologique et phytosociologique de l'association à *Brachypodium ramosum* et *Phlomis lychnitis* des garrigues languedociennes. Thèse, Montpellier.

BRAUN-BLANQUET, J., 1952. — Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Centre National de la Recherche Scientifique. 297 p.

BRUN, G., 1968. — Quelques données sur les températures dans le sable d'une dune du littoral méditerranéen. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **40** (3) : 652-656.

CAMPANA-ROUGET, Y., 1952-1953. — Mue et croissance chez les *Ixodoidea*. *Bull. Mém. Éc. prép. Méd. Pharm. Dakar.*

CANESTRINI, G., F. FANZAGO, 1877. — Intomo agli Acari italiani Sul genere *Caeculus*. Duf. *Att. R. Istit. Veneto sc. lett. arti.*, ser. 5, **4** : 75-76, tab. 2, fig. 1.

CARAYON, M., 1969. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes *Annls. Soc. ent. Fr.* nouvelle série, **5** (1) : 179-183.

Source : MNHN, Paris

CASSAGNAU, P., 1961. — Écologie du sol dans les Pyrénées-Orientales. Les biocénoses de Collemboles. Hermann édit. 235 p.

CAUSSANEL, Cl., 1965. — Recherches préliminaires sur le peuplement de Coléoptères d'une plage sableuse atlantique. *Annls Soc. ent. Fr.*, **1** (1) : 197-248.

CAVET, P., 1937. — Le paléozoïque de la zone axiale des Pyrénées-Orientales françaises. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, n° 234, **55**, 194 p.

CHAPMAN, N., MICKEL, C. E., PARKER, J. R., MILLER, C. E., and KELLY, E. G., 1926. — Studies in the ecology of sand dune insects. 7 : 416-426.

CHAUVIN, R., 1941. — Sur le fouissement chez les larves de cétoines. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **46** (8) : 126-128.

CHAUVIN, R. et D'AGUILAR, J., 1946. — Les données récentes de la microclimatologie et leur importance en écologie entomologique. *Année biol.*, **22** (7-9) : 165-195.

CHEVIN, H., 1967. — Végétation et peuplement entomologique des terrains sablonneux de la côte ouest du Cotentin. Thèse Paris.

CLAPARÈDE, E., 1868. — Studien an Acariden, *Z. Wiss. Zool.*, **18** : 445-546, pl. 31-40.

COINEAU, Y., 1963. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Première série. Développement postlarvaire de *Allocaeculus catalanus* Franz 1954. Première partie : la chétotaxie du corps. *Acarologia*, **5** (2) : 189-212.

COINEAU, Y., 1964. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Première série : Développement postlarvaire de *Allocaeculus catalanus* Franz 1954. Deuxième partie : la chétotaxie des pattes. *Acarologia*, **6** (1) : 47-72.

COINEAU, Y., 1966. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Deuxième série : Développement postlarvaire de *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952. *Acarologia*, **8** (1) : 23-44.

COINEAU, Y., 1967 a. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Troisième série : Développement postlarvaire de *Neocaeculus luxtoni* n. gen., n. sp. *Acarologia*, **9** (1) : 55-75.

COINEAU, Y., 1967 b. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. IV. *Procaeculus bryani* Jacot, 1936 (Acariens : Prostigmates). *Pacif. Insects*, **9** (4) : 709-720.

COINEAU, Y., 1968. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. 7e série. *Microcaeculus franzi* n. sp., *Caeculidae* sabulicole de Corse. *Vie Milieu*, Série C, **19** (1) : 143-158.

COINEAU, Y., 1969 a. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Cinquième série. *Procaeculus aitkeni*, une nouvelle espèce de Trinidad, B. W. I. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **6** (1) : 53-67.

COINEAU, Y., 1969 b. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Sixième série. *Microcaeculus sabulicola* Franz, 1952. Redescription, chétotaxie et répartition. *Acarologia*, **11** (2) : 207-221.

COINEAU, Y. et W. R. ENNS, 1969 c. — Contribution à l'étude des *Caeculidae*. Huitième série. Deux nouvelles espèces d'Australie : *Neocaeculus knoepffleri* n. sp. ; *N. bornemisszai* n. sp. *Acarologia*, **11** (4) : 678-696.

COINEAU, Y., 1970. — À propos de l'œil antérieur du naso des *Caeculidae*. *Acarologia*, **12** (1) : 109-118.

COMIGNAN, J., 1926. — Contribution à l'étude du déterminisme du fouissement chez quelques Arthropodes. *C. r. Séance Soc. Biol.*, **95** : 292-293.

COMIGNAN, J., 1927. — Sur le mécanisme du fouissement chez les Arthropodes. *C. r. Séance Soc. Biol.*, **96** : 1271-1273.

COVARRUBIAS, R., I. RUBIO, F. di CASTRI, 1964. — Monografías sobre Ecología y biogeografía de Chile. 2 Observaciones Ecologico-cuantitativas sobre la Fauna edafica de zonas Semiaridas del Norte de Chile (Prov. de Coquimbo y Aconcagua). *Bol. Prod. anim.* (Santiago-Chile), Série A 2, 107 p., 50 photos.

CUNLIFE, F., 1955. — A proposed classification of the trombidiforme Mites (Acarina). *Proc. Ent. Soc. Washington*, **57** (5) : 209-218.

DAJOZ, R., 1960. — Observations sur la faune entomologique de l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales). *Entomologiste*, Supplément n° 1, tome **16** : 1-32.

DARLINGTON, P. J., 1957. — Zoogeography. The geographical distribution of animals. John Wiley & Sons Inc. New York, 675 p.

DAWYDOFF, C., 1949. — Développement embryonnaire des Arachnides. *In* Grassé, Traité de Zoologie, **6** : 320-385.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1951. — Microfaune du sol des Pays tempérés et tropicaux. Supplément n° 1, *Vie Milieu*, 360 p.

Source : MNHN, Paris

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann Édit. 740 p.

DUFOUR, L., 1832. — Description et figure du *Caeculus echinipes*, Arachnide nouvelle. *Annls Sci. nat.*, **25** (sér. 1), 1832 : 289-296, Tab. 9, fig. 1-3.

DUMITRESCO, M. et ORGHIDAN, T., 1964. — Contribution à la connaissance des Pseudoscorpions de la Dobroudja. 1re note. *Annls spéléol.*, **19** (3) : 599-630.

DUMITRESCO, M. et ORGHIDAN, T., 1966. — Quelques observations sur l'écologie des Pseudoscorpions vivant dans les lithoclases (Arach. Chelonethi). *Senckenberg biol.*, **47** (1) : 81-83.

DUMITRESCO, M. et ORGHIDAN, T., 1969. — Date noi obtinute în studiul faunei litoclazice. *Lucr. inst. de spéol. « Emil Racovitza »*, **8** : 55-71.

DUPLAIX, S. et Cl. LALOU, 1951. — Étude pétrologique des sables du Roussillon. *Vie Milieu*, **2** (4) : 501-527.

ENNS, W. R., 1958. — A new species of Rake-legged mite from Missouri (Acarina — *Caeculidae*) *J. Kans. ent. Soc.*, **31** (2) : 107-113.

FEIDER, Z., 1950. — Cercetari asupra aparatului respirator la *Trombiidae* si prostigmatele superiorare si lista speciilor de *Trombidiidae* din Republica populara Romana. *Anal. Acad. rom. Geografie, Biologie, Stiinte tecnice si agricole*, **3** (5) : 1-185.

FLAHAUT, Ch., 1937. — La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française. Œuvre posthume publiée par H. GAUSSEN. P. Lechevalier Édit. 178 p.

FRANZ, H., 1943. — Die Landtierwelt der Mittleren Hohen Tauern. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math. nat. Kl.*, **107**, 1943 p.

FRANZ, H., 1952. — Revision der *Caeculidae* (Acari) *Bonn. Zool. Beitr.*, **3** (1-2) : 91-124.

FRANZ, H., 1954 a. — Eine weitere neue *Allocaeculus* — Art nebst Bemerkungen über bekannte vertreter der *Caeculidae* (Acari) *Bonn. Zool. Beitr.*, **5** (3-4) : 210-212.

FRANZ, H., 1954 b. — Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt.

FRANZ, H., 1955. — Dritter Beitrag zur Kenntnis der *Caeculidae* (Acari). *Verh. Zool. — bot. Ges. Wien.*, **95** : 9-18.

FRANZ, H., 1957. — Zur Kenntnis der afrikanischen Arten der Gattung *Allocaeculus* (*Acari*, Trombidiformes). *Verh. Zool. bot. Ges. Wien*, **97** : 5-13.

FRANZ, H., 1960. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Europäischen und nordafrikanischen *Caeculidae* — Acari, Trombidiformes. *Verh. Zool. bot. Ges. Wien*, **100** : 83-87.

FRANZ, H., 1962. — Ein neuer *Microcaeculus* aus Südamerika. (Acari, Trombidiformes). *Verh. Zool. bot. Ges. Wien*, **101-102** : 98-100.

FRANZ, F., 1964. — Neue Caeculiden aus Afrika und Südamerika. *Verh. Zool. bot. Ges. Wien*, **103-104** : 82-93.

FRANZ, F., 1965. — Beitrag zur Bodenfauna der Kanarischen Inseln. Caeculiden von Tenerife (Acari, Trombidiformes). *Verh. Zool. bot. Ges. Wien*, **105-106** : 67-69.

FURON, R., 1950. — L'érosion du sol, conséquence de l'activité humaine. Application à la région du vignoble de Banyuls. *Vie Milieu*, **1** (4) : 466-473.

GABE, M., 1968. — Techniques histologiques. 1113 p. Masson et Cie Éd.

CAUSSEN, H., 1926. — Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol — Climat — Végétation. Thèse. Paris.

GAUSSEN, H., 1934. — Géographie botanique et agricole des Pyrénées-Orientales. Volume 1. P. Lechevalier Éd. 392 p., 10 pl., 2 cartes.

GRANDJEAN, F., 1932 a. — Observations sur les Oribates (3e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **4** (3) : 292-293.

GRANDJEAN, F., 1932 b. — Au sujet des Palaeacariformes Trägärdh. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **4** (4) : 411-426.

GRANDJEAN, F., 1933 b. — Observations sur les Oribates (4e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **5** (3) : 213-222.

GRANDJEAN, F., 1933 c. — Observations sur les organes respiratoires des Oribates (Acariens). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **8** : 123-127.

GRANDJEAN, F., 1933 d. — Observations sur les organes respiratoires des Oribates (Acariens) (suite). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **18** : 288-291.

Source : MNHN, Paris

GRANDJEAN, F., 1933 e. — Observations sur les Oribates (5e série) *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **5** (6) : 461-468.

GRANDJEAN, F., 1934 a. — Les organes respiratoires secondaires des Oribates (Acariens). *Annls Soc. ent. Fr.*, **130** : 109-146.

GRANDJEAN, F., 1934 b. — Observations sur les Oribates (6e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e séric, **4** (4) : 353-360.

GRANDJEAN, F., 1934 c. — Observations sur les Oribates (Arach. Acar.) (7e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **6** (5) : 423-431.

GRANDJEAN, F., 1934 d. — Les poils des épimères chez les Oribates (Acariens). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **6** (6) : 504-512.

GRANDJEAN, F., 1935. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **60** : 6-39.

GRANDJEAN, F., 1936 a. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens), 1re partie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **8** (5) : 398-405.

GRANDJEAN, F., 1936 b. — Un Acarien synthétique : *Opitioacarus segmentatus* With. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **27** : 413-444.

GRANDJEAN, F., 1937 a. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens), 2e partie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e séric, **9** (1) : 56-61.

GRANDJEAN, F., 1937 b. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens), 3e partie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **9** (2) : 134-138.

GRANDJEAN, F., 1937 c. — *Otodectes cynotis* (Hering) et les prétendues trachées des *Acaridiae*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **62** : 280-290.

GRANDJEAN, F., 1937 d. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens), 4e partie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **9** (3) : 199-206.

GRANDJEAN, F., 1937 e. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens), cinquième et dernière partie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **9** (4) : 262-270.

GRANDJEAN, F., 1937 f. — Sur quelques caractères des *Acaridiae* libres. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **62** : 388-398.

GRANDJEAN, F., 1937 g. — Remarques sur la terminologie des divisions du corps chez les Acariens. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **9** : 373-378.

GRANDJEAN, F., 1938 a. — Sur l'ontogenèse des Acariens. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **206** : 146- .

GRANDJEAN, F., 1938 b. — Observations sur les Acariens (4e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **10** (1) : 64-71.

GRANDJEAN, F., 1938 c. — Description d'une nouvelle prélarve et remarques sur la bouche des Acariens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **63** (1) : 58-68.

GRANDJEAN, F., 1938 d. — Observations sur les Sdelles (Acariens). *Annls Soc. ent. Fr.*, **107** : 1-24.

GRANDJEAN, F., 1938 e. — *Retetydeus* et les stigmates mandibulaires des Acariens Prostigmates. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **10** : 279-286.

GRANDJEAN, F., 1938 f. — La suppression d'organes dans l'évolution homéotype. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, : 1853-1856.

GRANDJEAN, F., 1938 g. — Observations sur les *Tydeidae* (1re série). *Bull. Mus. Hist. uat.*, Paris, **10** (4) : 377-384.

GRANDJEAN, F., 1939 a. — La répartition asymétrique des organes aléatoires. *C. R. hebd. Séauc. Acad. Sci.*, Paris, **208** : 861.

GRANDJEAN, F., 1939 b. — Observations sur les Oribates (11e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **11** (1) : 110-117.

GRANDJEAN, F., 1939 c. — La chétotaxie des pattes chez les *Acaridiae*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **64** : 50-60.

GRANDJEAN, F., 1939 d. — Au sujet de la probabilité d'existence des organes et des caractères. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **208** : 1456.

GRANDJEAN, F., 1939 e. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des *Endeostigmata*. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11e série, **2** : 1-22.

3 561 022 6

Source : MNHN, Paris

GRANDJEAN, F., 1939 f. — Observations sur les Oribates (12e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **11** (3) : 300-307.

GRANDJEAN, F., 1939 g. — Observations sur les Acariens (5e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **11** (4) : 393-401.

GRANDJEAN, F., 1939 h. — L'utilisation des écarts dans les problèmes d'homologie que pose le développement discontinu des organes homéotypes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **209** : 812-818.

GRANDJEAN, F., 1939 i. — Les segments postlarvaires de l'hystérosoma chez les Oribates (Acariens). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **64** (5) : 273-284.

GRANDJEAN, F., 1939 j. — L'évolution des ongles chez les Oribates (Acariens). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **11** (6) : 539-546.

GRANDJEAN, F., 1940 a. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **65** : 32-44.

GRANDJEAN, F., 1940 b. — Observations sur les Oribates (13e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **12** (6) : 332-339.

GRANDJEAN, F., 1941 a. — La chétotaxie comparée des pattes chez les Oribates (1re série). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **66** : 33-50.

GRANDJEAN, F., 1941 b. — Sur la priorité dans les groupes d'organes homéotypes qui évoluent par tout ou rien. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **213** : 417-421.

GRANDJEAN, F., 1941 c. — L'ambulacre des Acariens (1re série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris (2e série), **13** (5) : 422-429.

GRANDJEAN, F., 1942 a. — Les méthodes pour établir des listes de priorité et la concordance de leurs résultats. *C. R. hebd. Séanc. Sci.*, Paris, **214** : 729-733.

GRANDJEAN, F., 1942 b. — Observations sur les *Labidostomidae* (1re série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **14** (2) : 118-125.

GRANDJEAN, F., 1942 c. — Observations sur les *Labidostomidae* (2e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **14** (3) : 183-192.

GRANDJEAN, F., 1942 d. — La chétotaxie comparée des pattes chez les Oribates (2e série). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **67** : 40-53.

GRANDJEAN, F., 1942 e. — La signification évolutive des écarts individuels. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **215** : 216-220.

GRANDJEAN, F., 1942 f. — Sur deux types généraux de régression numérique chez les Acariens. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **315** : 236-239.

GRANDJEAN, F., 1942 g. — Observations sur les *Labidostomidae* (3e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **14** (5) : 319-326.

GRANDJEAN, F., 1942 h. — Observations sur les *Labidostomidae* (Acariens) (4e série). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, **14** (6) : 414-418.

GRANDJEAN, F., 1942-1943. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des *Endeostigmata* (2e série). *Annls Zool.*, IIe série, **4** : 89-135, **5** : 1-59.

GRANDJEAN, F., 1943 a. — L'orthotaxie, la plétotaxie et les écarts en biologie. *C. R. Séanc. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **60** (2) : 118-123.

GRANDJEAN, F., 1943 b. — Priorité absolue statistique en biologie. *C. R. Séanc. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **60** (2) : 135-139.

GRANDJEAN, F., 1943 c. — La probabilité des organes en biologie. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **15** (4) : 175-180.

GRANDJEAN, F., 1943 d. — Le développement postlarvaire d'*Anystis* (Acarien). *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, Paris, **18** (2) : 33-77.

GRANDJEAN, F., 1943 e. — L'ambulacre des Acariens. 2e série. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **15** (5) : 303-310.

GRANDJEAN, F., 1943 f. — Les trichobothries pédieuses des Acariens et leur priorité chez les Bdelles. *C. R. Séanc. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **61** (2) : 241-246.

GRANDJEAN, F., 1944 a. — Observations sur les Acariens du genre *Caeculus*. *Archs Sci. Phys. nat.*, 5e période, **26** : 33-46.

GRANDJEAN, F., 1944 b. — Les « taenidies » des Acariens. *C. R. Séanc. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **61** (2) : 142-146

Source : MNHN, Paris

GRANDJEAN, F., 1944 c. — Certaines trachées des Acariens ont-elles une origine néphridiale? *C. R. Séanc. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **61** (2) : 167-171.

GRANDJEAN, F., 1944 d. — Observations sur les Acariens de la famille des *Stigmaeidae*. *Arch. Sci. Phys. nat.*, 5e période, **26** : 103-131.

GRANDJEAN, F., 1945. — La signification évolutive de quelques caractères des Acariens (1re partie). *Bull. Biol.*, **4** : 297-325.

GRANDJEAN, F., 1945 a. — Observations sur les Acariens (8e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **17** (5) : 399-406.

GRANDJEAN, F., 1946 a. — Au sujet de l'organe de Claparède, des eupathidies multiples et des taenidies mandibulaires chez les Acariens actinochitineux. *Arch. Sci. Phys. nat.*, 5e période, **28** : 63-87.

GRANDJEAN, F., 1946 b. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. 3e partie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **71** : 10-29.

GRANDJEAN, F., 1946 c. — Observations sur les Acariens (9e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2e série, **18** (4) : 337-344.

GRANDJEAN, F., 1947 a. — Observations sur les Acariens (10e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **19** (1) : 76-83.

GRANDJEAN, F., 1947 b. — L'origine pileuse des mors et la chaetotaxie de la mandibule chez les Acariens actinochitineux. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **224** : 1231-1234.

GRANDJEAN, F., 1947 c. — Étude sur les *Smarisidae* et quelques autres Érythroïdes (Acariens). *Arch. Zool. exp. gén.*, **85** (1) : 1-125.

GRANDJEAN, F., 1947 d. — Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogenèse particulière à chaque état statique de l'ontogenèse. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **225** : 612-615.

GRANDJEAN, F., 1947 e. — L'harmonie et la dysharmonie chronologiques dans l'évolution des stases. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **225** : 1047-1050.

GRANDJEAN, F., 1947 f. — Au sujet des Erythroïdes. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **19** (4) : 326-334.

GRANDJEAN, F., 1947 g. — Observations sur les Oribates (18e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **19** (5) : 395-402.

GRANDJEAN, F., 1947 h. — L'origine mandibulaire chez les Acariens actinochitineux. *Arch. Sci. Phys. nat.*, 5e période, **29** : 305-355.

GRANDJEAN, F., 1948 a. — Sur la distribution spatiale des organes d'un groupe homéotype. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **227** : 10-13.

GRANDJEAN, F., 1948 b. — Sur les écarts dans un clone de *Platynothrus peltifer* (Acarien). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **227** : 658-661.

GRANDJEAN, F., 1948 c. — Sur le phénomène des écarts. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **227** : 879-882.

GRANDJEAN, F., 1948 d. — Quelques caractères des Tétranyques. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **20** (6) : 517-524.

GRANDJEAN, F., 1949 a. — Remarques sur l'évolution numérique des papilles génitales et de l'organe de Claparède chez les Hydracariens. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **21** (1) : 75-82.

GRANDJEAN, F., 1949 b. — Sur les rapports théoriques entre écarts et mutations. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **228** : 1675-1678.

GRANDJEAN, F., 1949 c. — Observations et conservations de très petits Arthropodes. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **21** (3) : 363-370.

GRANDJEAN, F., 1949 d. — Au sujet des variations individuelles et des polygones de fréquences. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **229** : 801-804.

GRANDJEAN, F., 1949 e. — Formules anales, gastronotiques, génitales et aggénitales du développement numérique des poils chez les Oribates. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **74** : 201-225.

GRANDJEAN, F., 1950. — Les *Enarthronota* (Acariens) (3e série). *Annls Sci. nat.*, 11e série, **12** : 85-107.

GRANDJEAN, F., 1951 b. — Les relations chronologiques entre ontogenèse et phylogenèse d'après les petits caractères discontinus des Acariens. *Bull. Biol.* (3) : 269-292.

3 564 022 6

Source : MNHN, Paris

GRANDJEAN, F., 1951 c. — Sur le tégument des Oribates. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **23** (5) : 497-504.

GRANDJEAN, F., 1952 a. — Le problème d'homologie ontogénétique dans un groupe d'organes chez les animaux à stases et sa solution pour la recherche d'anomalies. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **233** : 336.

GRANDJEAN, F., 1952 b. — Au sujet de l'ectosquelette du podosoma chez les Oribates supérieurs et de sa terminologie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **77** (1) : 13-36.

GRANDJEAN, F., 1952 c. — Observations sur les Oribates (24e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **24** (2) : 187-194.

GRANDJEAN, F., 1952 d. — Sur les articles des appendices chez les Acariens actinochitineux. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **235** : 560-564.

GRANDJEAN, F., 1952 e. — Sur les variations individuelles. Vertitions (écarts) et anomalies. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **235** : 640-640.

GRANDJEAN, F., 1952 f. — Observations sur les Palaeacaroïdes (Acariens) (1re série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **24** : 360-367.

GRANDJEAN, F., 1952 g. — Observations sur les Palaeacaroïdes (2e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **24** (5) : 460-467.

GRANDJEAN, F., 1952 h. — Le morcellement secondaire des tarses de *Tarsolarkus* sp. (Acarien). *Arch. Zool. exp. gén.*, **89** (3) : 113-123.

GRANDJEAN, F., 1952 i. — Observations sur les Palaeacaroïdes (3e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **24** (6) : 547-554.

GRANDJEAN, F., 1953. — La coalescence fémorogénuale chez *Fusacarus* (*Acaridiae*, Acarien). *Bull. Mus. nat.*, Paris, 2e série, **25** (4) : 387-394.

GRANDJEAN, F., 1954 a. — Etude sur les Palaeacaroïdes (Acariens Oribates). *Mém. Mus. Nat. Hist., nat.*, Paris, **7** (3) : 179-274.

GRANDJEAN, F., 1954 b. — Observations sur les Oribates (31e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **26** (5) : 582-589.

GRANDJEAN, F., 1954 c. — Les deux sortes de temps et l'évolution. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **88** (4) : 413-434.

GRANDJEAN, F., 1954 d. — Sur les nombres d'articles aux appendices des Acariens actinochitineux. *Arch. Sci. Phys. nat.*, **7** (5) : 335-362.

GRANDJEAN, F., 1955 a. — Sur un Acarien des Îles Kerguelen. *Podacarus auberti* (Oribate). *Mém. Mus. Hist. nat.*, Paris, Série A. Zoologie, **8** (3) : 109-150.

GRANDJEAN, F., 1955 b. — L'organe de Claparède et son écaille chez *Damaeus onustus* Koch. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **27** (4) : 285-293.

GRANDJEAN, F., 1956 a. — Caractère chitineux de l'ovipositeur en structure normale chez les Oribates (Acariens). *Arch. Zool. exp. gén.*, **93** (2) : 96-106.

GRANDJEAN, F., 1956 b. — Observations sur les Oribates (33e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **28** (1) : 111-118.

GRANDJEAN, F., 1956 c. — Observations sur les Oribates (34e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **28** (2) : 205-212.

GRANDJEAN, F., 1956 d. — Les stases de développement ontogénétiques chez *Balaustium florale* (Acarien-Eruthroïdes). *Annls Soc. ent. Fr.*, **125** : 136-152.

GRANDJEAN, F., 1957 a. — Observations sur les Oribates (37e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **29** (1) : 88-95.

GRANDJEAN, F., 1957 b. — L'infracapitulum et la manducation chez les Oribates et d'autres Acariens. *Annls Sci. nat. Zool.*, 11e série : 233-281.

GRANDJEAN, F., 1957 c. — L'évolution selon l'âge. *Arch. Sci. Phys. nat.* Genève, **10** (4) : 477-526.

GRANDJEAN, F., 1958 a. — Observations sur les Oribates (38e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **30** (2) : 167-174.

GRANDJEAN, F., 1958 b. — Sur le comportement et la notation des poils accessoires postérieurs aux tarses des Notbroïdes et d'autres Acariens. *Arch. Zool. exp. gén.*, **96** (4) : 277-308.

GRANDJEAN, F., 1958 c. — Au sujet du naso et de son œil infère chez les oribates et les *Endeostigmata* (Acariens). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, **30** (5) : 427-435.

Source : MNHN, Paris

GRANDJEAN, F., 1959. — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale* (Acarien Erythroïde). 2e partie. *Annls Soc. ent. Fr.*, **128** : 159-179.

GRANDJEAN, F., 1961. — Un bel exemple d'évolution collective et vertitionnelle. La régression numérique des ongles aux pattes de *Nothrus silvestris* Nic. (Acarien, Oribates). *Bull. Biol.*, **4** : 539-554.

GRANDJEAN, F., 1962 a. — Nouvelles observations sur les Oribates (2e série). *Acarologia*, **4** (3) : 396-422.

GRANDJEAN, F., 1962 b. — Prélarves d'Oribates. *Acarologia*, **4** (3) : 423-439.

GRANDJEAN, F., 1963. — La néotrichie du genre *Tricheremaeus* d'après *T. nemossensis* n. sp. (Oribate). *Acarologia*, **5** (3) : 407-438.

GRANDJEAN, F., 1964. — La solénidiotaxie des Oribates. *Acarologia*, **6** (3) : 529-556.

GRANDJEAN, F., 1965. — Complément à mon travail de 1953 sur la classification des oribates. *Acarologia*, **7** (4) : 713-734.

GRANDJEAN, F., 1966 a. — *Collohmannia gigantea* Selln. (Oribate). 1re partie. *Acarologia*, **8** (2) : 328-357.

GRANDJEAN, F., 1966 b. — Les *Staurobatidae* n. fam. (Oribates). *Acarologia*, **8** (4) : 696-727.

GRANDJEAN, F., 1968. — Nouvelles observations sur les Oribates (6e série). *Acarologia*, **10** (2) : 357-391.

GRANDJEAN, F., 1969 a. — Observations sur les muscles de fermeture des volets anaux et génitaux et sur la structure progénitale chez les Oribates supérieurs adultes. *Acarologia*, **11** (2) : 317-345.

GRANDJEAN, F., 1969 b. — Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en soma. *Acarologia*, **11** (4) : 796-827.

HAMMEN van der, L., 1963. — The addition of segments during the postembryonic ontogenesis of the *Actinotrichida* (*Acarida*) and its importance for the recognition of the primary subdivisions of the body and the original segmentation. *Acorologia*, **5** (3) : 443-457.

HAMMEN van der, L., 1964 a. — The morphology of *Glyptholaspis confusa* (oa, 1900) (*Acarida, Gamasina*). *Zool. Verh.*, Leiden, **71** : 3-56.

HAMMEN van der, L., 1964 b. — The relation between phylogeny and postembryonic ontogeny in actinotrichid mites. *Acarologia*, **6** (hors série) : 85-90.

HAMMEN van der, L., 1965. — Further notes on the *Holothyrina* (*Acarida*). I. Supplementary description of *Holothyrina coccinella* Gervais. *Zool. Meded.*, Leiden, **40** (28) : 253-276.

HAMMEN van der, L., 1966. — Studies on *Opilioacarida* (*Arachnida*). I. Description of *Opilioacarus texanus* (Chamberlin et Mulaik) and revised classification of the genera. *Zool. Verh.*, Leiden, **86** : 1-80.

HAMMEN van der, L., 1968 a. — The gnathosoma of *Hermannia convexa* (C. L. Koch) (*Acarina* : *Oribatina*) and comparative remarks on its morphology in other mites. *Zool. Verh.*, Leiden, **94** : 1-45.

HAMMEN van der, L., 1968 b. — Introduction générale à la classification, la terminologie morphologique, l'ontogenèse et l'évolution des Acariens. *Acarologia*, **10** (3) : 401-412.

HAMMEN van der, L., 1968 c. — Stray notes on *Acarida* (*Arachnida*). *Zool. Meded.*, Leiden, **42** (23) : 261-280.

HAMMEN van der, L., 1968 d. — Studies on *Opilioacarida* (*Arachnida*). II. Redescription of *Paracarus hexophthalmus* (Redikorzev). *Zool. Meded.*, **43** (5) : 57-76.

HAMMEN van der, L., 1969. — Exposé sur les travaux du glossaire de la terminologie des Acariens. Compte rendu oral de la 2e réunion des Acarologues francophones. 8 runoy.

HAMMEN van der, L., 1970 a. — La segmentation primitive des Acariens. *Acarologia*, **12** (1) : 1-10.

HAMMEN van der, L., 1970 b. — La segmentation des appendices chez les Acariens. *Acarologia*, **12** (1) : 11-15.

HAMMEN van der, L., 1970 c. — Remarques sur la structure fondamentale du gnathosoma. *Acarologia*, (1) : 16-22.

HAMMEN van der, L., 1970 d. — La phylogenèse des Opilioacarides et leurs affinités avec les autres Acariens. Compte rendu oral de la troisième réunion des Acarologues francophones. Montpellier.

HAMMEN van der, L., 1970 e. — *Tarsonemoides limbatus* nov. sp., and the systematic position of the *Tarsonemida* (*Acarida*). *Zool. Verh.*, Leiden, **108** : 3-35.

HARANT, H., JARRY, D., SCHAEFER, L., VICHET, G., de, SUIRE, J., PUYSEGUR, K., de, et HUE, F., 1962. — La vie animale sur la côte sableuse du Golfe du Lion. 1. — Quelques objets de la plage et Arthropodes des dunes. Numéro spécial *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault*, **102** (2) : 96-121.

Source : MNHN, Paris

HEERDT, P. F. van, et KRAMER, K. U., 1952. — Observations biocénotiques dans la garrigue près de Banyuls-sur-Mer et dans la région des dunes de l'étang près de Saint-Cyprien (Pyrénées-Orientales). *Vie Milieu*, **3** (4) : 349-369.

HENKING, H., 1882. — Beiträge zur Anatomie etc. von *Trombidium fuliginosum* Herm. *Z. Wiss. Zool.*, **37** : 553-663.

HENNIG, W., 1953. — Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.*, **3** : 1-19.

HIGGINS, H. G., et S. B. MULAIK, 1957. — Another *Caeculus* from south-western United States (*Acarina Caeculidae*). *Tex. J. Sci.*, **9** (3) : 267-269.

HIGGINS, H. G. et S. B. MULAIK, 1957. — A new *Caeculus* from Oregon (*Acarina : Caeculidae*). *Gt. Basin. Nat.*, **17** (1-2) : 27-29.

HUGHES, T. E., 1964. — Neurosecretion, ecdysis and hypopus formation in the Acaridei. *Acarologia*, **6** (hors série) : 338-342.

IMAMURA, T., 1932. — Notes on the moulting of the adult of the water mite *Arrenurus uchidai*n. sp. *Annotnes Zool. Jap.*, **25** (4) : 447-451.

IRK, V., 1930. — Die terricolen Acari der ötztaler und Stubaier Hochalpen. *Veröff. Mus. Ferdinandeum Innsbruck*, **19** : 154.

JACOT, A. P., 1936. — Some rake-legged mites of the family *Cheyletidae*. *Journ. New York Entom. Soc.*, **44** : 17-30.

JAUS, J., 1933. — Faunistisch-ökologische Studien um Anningergebiet, mit besonderer Berücksichtigung der xerothermen Formen (Mit Beiträgen v. C. WILLMANN u. M. SELLNICK). *Zool. Jahrb.* (Syst.), **66** : 291-362.

JEUNIAUX, C., 1963. — Chitine et chitinolyse, un chapitre de la biologie moléculaire. 181 p. Masson et Cie Édit.

JONES, B. M., 1950. — Acarine growth : a new ecdysial mechanism. *Nature*, **166** (4230) : 908-909.

JONES, B. M., 1954. — On the role of the integument in Acarine development and its bearing son pupa-formation. *Quat. Jl microsc. Sci.*, **95** (2) : 169-181.

KANUNGO, K., 1969. — Acarine molting. The migration of haemocytes through the epidermis of *Caloglyphus berlesei*. *Ann. ent. Soc. Am.*, **62** : 155-157.

KANUNGO, K. et NAECELE, J. A., 1964. — The haemocytes of the acarid mite *Caloglyphus berlesei* (Mich. 1903). J. Insect Physiol., **10** : 651-655.

KARPELLES, L., 1894. — Bausteine zu einer Acarofauna Ungarns. *Math. nat. Berichte aus Ungarn*, **11** : 119.

KASTNER, A., 1948. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. (*Pedipalpi*). 1 Teil. Die Ausbildung der Körperform. *Zool. Jb.*, **69** (4) : 493-506.

KASTNER, A., 1949. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. (*Pedipalpi*). 2. Teil. Die Entwicklung der Mundwerkzeuge, Beinhüften und Sterna. *Zool. Jb.*, **70** (2) : 169-197.

KASTNER, A., 1950. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. (*Pedipalpi*). 3. Teil. Die Entwicklung des Zentralnervensystems. *Zool. Jb.*, **71** (1) : 1-55.

KRAMER, P., 1882. — Ueber die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. *Z. Wiss. Zool.*, **37** : 1614.

KRANTZ, C. W., 1970. — A manual of Acarology. O.S.U. Books Stores, Inc. Corvallis, Oregon, 335 p.

KRATOCHVIL, J., 1962. — Sur la morphologie du *Caeculus echinipes* (Acar. *Caeculidae*). *Cas. Ceské. Spol. ent.*, **59** (2) : 174-182.

KROGERUS, R., 1932. — Ueber die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. *Acta Zool. fenn.*, **12**, 308 p.

KUHNELT, W., 1957. — Biologia del Suelo (Traduccion de Elena Humhert). Madrid, 267 p.

KUHNELT, W., 1969. — Écologie générale concernant particulièrement le règne animal. Masson et Cie éd., 359 p. (trad. KNOEPFFLER).

KUHNHOLTZ-LORDAT, C., 1923. — Les dunes du Golfe du Lion (essai de géographie botanique). Les Presses universitaires de France, 307 p.

KULCZYNSKI, V., 1901. — Arachnoidea. *In* 3. Asiatische Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy. **2**, Budapest : 367-369.

LACOSTE, A. et R. SALANON, 1969. — Éléments de Biogéographie. F. Nathan éd., 189 p.

Source : MNHN, Paris

LANKESTER, E. Ray, 1904. — The structure and classification of the Arthropoda. *Q. Jl Microsc. Sci.*, **47** : 523-582.

LAURENT, G., 1932. — La végétation des terres salées du Roussillon. P. Lechevalier éd., série France méditerranéenne, tome Littoral, **1**, 301 p.

LAWRENCE, R. F., 1938. — A new species of Caeculus (Acari) from southwest Africa. *Ann. Transvaal Mus.*, **19** : 211-213.

LAWRENCE, R. F., 1939. — New south African species of the genus *Caeculus* (Acari). *Linn. Soc. Jl Zool.*, **40** (273) : 537-545.

LEGENDRE, R., 1958. — Contributions à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Biol.*, **34** : 193-223.

LEGENDRE, R., 1968 a. — La nomenclature anatomique chez les Acariens. *Acarologia*, **10** (3) : 413-417.

LEGENDRE, R., 1968 b. — Morphologie et développement des Chélicérates. Embryologie, développement et anatomie des Xiphosures, Scorpions, Opilions, Palpigrades, Uropyges, Amblypyges, Solifuges et Pycnogonides. *Fortschr. Zool.*, **19** : 1-50.

LIONS, J. L., 1967. — La prélarve de *Rhysotritia ardua* (Koch 1836) (Acarien, Oribate). *Acarologia*, **9** (1) : 273-283.

LIONS, J. C., 1968. — Oribates (Acariens) de la Sainte-Baume (1re série, *Steganacarus travei* n. sp.). *Acarologia*, **10** (3) : 500-515.

LOOTS, C. C., et P. A. J. RYKE, 1966. — A comparative, quantitative study of the micro-arthropodes in different types of pasture soil. *Zool. Afr.*, **2** (2) : 167-192.

LUCAS, P. H. — Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. Zoologie, **1** : 307 p., Atlas Arachnides Tab., **22**.

MICHAEL, A. D., 1883, 1888. — British *Oribatidae*, 2 vol., Ray Soc. London.

MICHAEL, A. D., 1890. — On a collection of Acarina. *Proc. Zool. Soc.*, **29** : 423-425.

MICHAEL, A. D., 1896. — The internal anatomy of Bdella. *Trans. Linn. Soc. London*, **6** (2) : 477-528.

MILLOT, J., 1949 a. — Morphologie générale et anatomie interne. *In* : CRASSE, Traité de Zoologie, **6** : 263-319.

MILLOT, J., 1949 b. — Ordre des Uropyges. *In* : CRASSE, Traité de Zoologie, **6** : 533-562.

MITCHELL, R., 1956 (1958). — The evolution of exoskeleton and mite phylogeny. *Proc. tenth Intern. Congr. Entom.*, **1** : 863-866.

MONIEZ, R., 1893. — Sur la présence en France du *Caeculus echinipes* Dufour. *Rev. Biol. Nord. Fr.*, **5** : 490.

MULAIK, St., 19 5. — New mites in the family *Caeculidae*. Bull. Univ. Utah 35, **17** : 23 p.

MULAIK, S. et D. M. ALLRED, 1954. — New species and distribution records of the genus *Caeculus* in North America. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **56** (1) : 27-40.

MYER, F. J., 1936. — Mounting Rotifers in pure glycerine. *Jl Quekett Micro. Club ser.*, **3** (1) : 200-208.

NEVIN, F. R., 1943. — *Caeculus pettiti*, a new species of Mite from Virginia. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **36** : 389-393.

NEVIN, F. R., 1945. — Immature forms of the Mite *Caeculus pettiti*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **38** : 195-198.

NICOLET, H., 1855. — Histoire naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris. *Arch. Mus. Hist. nat.*, Paris, **7** : 381-482.

ORGHIDAN, T. et M. DUMITRESCO, 1964. — Das lithoklasische Lebenreich *Zool. Anz.*, **173** (5) : 325-332.

ORGHIDAN, T. et M. DUMITRESCO, M., 1964. — Données préliminaires concernant la faune des espaces lithoclasiques des schistes verts de Dobrogea. *Spelunca*, **4** : 188-196.

ORMAY, A., 1890. — Ujab adatok erdely bogarfaunajarhoz. Recentoria supplementa Faunae Coleopteorum in Transylvania. *Rundyaszky A. Könyvynnyomdaja*, Budapest, : 59-65.

OUDEMANS, A. C., 1911. — Acarologische Aanteekenінkens XXXVIII. Namen voor Lichaamsafdeelingen. *Ent. Ber.*, **3** : 183-184.

OUDEMANS, A. C., 1923. — Studie over de sedert 1877 ontworpen. System der Acari; nieuve classifiatie. Phylogenetische Beschouwingen. *Tijdschr. Ent.*, **66** : 67.

PARENT, 8., 1965. — Influence de la température sur le développement embryonnaire et post-embryonnaire de Tétranyque Rouge du Pommier, *Panonychus ulmi* (Koch) (Acariens : *Tetranychidae*). *Ann. ent. Soc. Quel.*, **10** (1) : 3-10.

PAULIAN, R., 1942. — Observations sur *Bledius spectabilis* Kraatz. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, **24** : 62-76.

Source : MNHN, Paris

PETERS, W., 1961. — Méthode d'obtention de préparations éclaircies. *Zool. Anz.*, **167** : 233-240.

PETIT, G., 1953. — Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, **4** (4) : 569-604.

PIEPER, H., 1970. — Erstnachweis von Caeculiden (*Acari*, Trombidiformes) *in* Deutschland. *Acarologia*, **12** (1) : 106-108.

PIERRE, F., 1958. — Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord-occidental. Éd. Centre National de la Recherche Scientifique, série biologique, n° 1, 332 p.

PIFFL, E., 1965. — *Microcaeculus namibensis* nov. spec., ein Vertreter der Caeculiden (*Arachnidea, Acarina*) aus der Namibwüste Südwestafrikas. *Scient. Pap. Namib Desert Res. Stat.*, **28** (6) : 1-12.

PIFFL, E., 1959. — *Allocaeculus indicus* ein neuer *Caeculidae* aus Pakistan (*Caeculidae*, Trombidiformes, *Acari*). *Verh. Zool. bot. Ges. Wien*, **88-89** : 52-56.

POYARKOFF, E., 1914. — Essai d'une théorie de la nymphe des Insectes holométaboles. *Arch. Zool. exp. gén.*, **54** : 221-263.

REUTER, E., 1909. — Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum*. *Acta Soc. Sci. fenn.*, **36** (4) : 1-287.

REZNIK, P. A., 1960. — Formation of adult mites in their nymphes. *Zool. Zh.*, **39** (1) : 142-143.

RIOUX, J. A., ROUX, J., et PIGNATTI, S., 1955. — Les associations littorales des « Albères » (étude critique). *Vie Milieu*, **6** (1) : 1-37.

SAUVAGE, C., 1956. — Compte rendu floristique de l'excursion marocaine du VIII[e] Congrès International de Botanique (14 juin-24 juin 1954). *Trav. Inst. Scient. Chérif.*, série Botanique, **8** : 1-88.

SCHEURING, L., 1913. — Die Augen der Arachnoiden. *Zool. Jahrb.*, **33** : 533-636.

SCHIMKEWITSCH, W., 1903. — Ueber die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* (L.). *Zool. Anz.*, **26** (707) : 665-685.

SCHIMKEWITSCH, W., 1906. — Ueber die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* (L.). Vergleichen mit der jenigen andrer Arachniden. *Z. Wiss. Zool.* : 1-95.

SCHUSTER, R., 1969. — Die terrestrische Milbenfauna südamerikas in Zoogeographischer Sicht. *Biogeography and Ecology in South Africa*, 741-763.

SCHWEIZER, J., 1950. — Der Stachelfüssige Fremdling (*Caeculus echinipes*). *Basler Volkskalender.*

SCHWEIZER, J., 1951. — Die Landmilben des Schweizerischen Nationalparkes. *Ergebn Wiss. Unters. Schweiz Nationalpark.*, **3** (N. F.) : 79-81.

SCHWEIZER, J. et C. BADER, 1953. — Die Landmilben der Schweiz (Mittelland Jura und Alpen). — Trombidiformes Reuter. — *Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesell.*, **84** : 209-278.

SELLNICK, M. — *Acari*. Teil 16, *in* : M. Beier, Zoologische Forschungsreise nach den Jonischen Inseln und dem Peloponès. *Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl.*, **1** (140) : 776.

SINCER, G., 1964. — A simple aspirator dor collecting small arthropods directly into alcohol. *Ann. ent. Soc. Am.*, **57** (6) : 796-798.

SITNIKOVA, L. G. — Les prélarves des oribates. *Parazit. Sb.*, **19** : 220-236. En Russe avec un résumé en Français de 22 lignes.

SOIKA, A., 1959. — Ricerche sul Ecologia e sul Popolamento delle litorale di Venezia. Le condiziono ambientali. *Bull. Mus. Civ. Venezia*, **12** : 9-59.

STEBAEV, I. V., 1953. — Die Veränderung der Tierbevölkerung der Böden im Laufe der Bodenentwicklung auf Felsen und auf Verwitterungsprodukten in Wald-Wiesenlandschaften des Süd-Urals. *Pedobiologia*, **2** : 265-309.

SUSPLUGAS, J., 1942. — Le sol et la végétation dans le haut-Vallespir (Pyrénées-Orientales). Thèse, Paris. 225.

TABERLY, G., 1952. — Sur l'éthologie et le développement postembryonnaire de *Thrypochthonius tectorum*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **77** : 330-341.

THOR, S., 1904. — Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens Prostigmates. *Ann. Sc. nat. Zool.*, **19** (1) : 1-187.

THEROND, J. et BICOT, L., 1964. — Les populations de Coléoptères des dunes littorales en Camargue. *Bull. Soc. Sci. nat.*, Nîmes, **50** : 1-15.

TRÄGÅRDH, I., 1904. — Acariden aus Ägypten und dem Sudan. Teil I. *In* : *Results of the swedish Zool. Exped. to Egypt and the White Nile*, **20** : 70-74.

Source : MNHN, Paris

TRÄGÅRDH, I., 1910. — Acariden aus dem Sarekgebirge. *Naturw. Unters. Sarekgebirg.*, **4** : 375-586.

TRÄGÅRDH, I., 1942. — Ueber die geographische Verbreitung einiger Landmilben. *Suom. hyönt. Aïkah.*, 11-22.

TRAVÉ, J., 1963. — Écologie et biologie des oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie Milieu*, suppl. **14**, 267 p.

TRAVÉ, J., 1965. — Quelques techniques de récoltes, de triage, d'observation et de conservation des oribates (Acariens) et autres microarthropodes. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **2** (1) : 23-47.

VACHON, M., 1947. — Remarques sur l'Arthrogenèse des appendices. À propos d'un cas de symmélie partielle chez un pseudoscorpion *Chelifer cancroides* L. (Arachnide). *Bull. Biol.*, **81** (1-2) : 177-194.

VANDEL, A., 1949. — Généralités, composition de l'embranchement (Embranchement des Arthropodes). *In* : GRASSE, Traité de Zoologie, **6** : 79-158.

VANNIER, G., 1970 a. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. P.B.I., R.C.P. n° 40, Éd. du C.N.R.S., Écologie du sol : 26-258.

VANNIER, G., 1970 b. — Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. P.B.I., R.C.P. n° 40, Éd. du C.N.R.S., Écologie du sol, 263-319.

VERDIER, P. et QUEZEL, P., 1951. — Les populations des carabiques dans la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture. *Vie Milieu*, **2** (1) : 69-94.

VITZTHUM, H. G., 1933. — Die Larvenform der Gattung *Caeculus* Dufour. *Zool. Anz.*, **105** : 85-92.

VITZTHUM, H. G., 1942. — Acarina. *In* : Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5** (4) : 819-820.

WAGNER, J., 1892. — Furchung des Eies, Entstehung der Keimblätter und Entwicklung der Extremitäten bei Ixodes. *Zool. Anz.*, **15** : 316-320.

WARTON, G. W., PARRISH, W. et D. E. JOHNSTON, 1968. — Observations on the fine structure of the cuticule of the spiny rat mite, *Lealaps echidnina* (*Acari-Mesostigmata*). *Acarologia*, **10** (2) : 206-214.

WILLMANN, C., 1951. — Die hochalpine Milbenfauna der mittleren Hohen Tauern insbesondere des Grossglockner-Gebietes (Acari). *Bonn. Zool. Beitr.*, **2** (1-2) : 141-176.

WINKLER, J. R., 1953. — *Allocaeculus relictus* Franz 1952, new to the fauna of Czechoslovakia. *Cas. Slez. Mus.*, **3** : 55.

WOODRING, J. P. et E. F. GOOK, 1962. — The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Scheloribates laevigatus* Koch and *Oppia neerlandica* Oudemans (Oribates) with a description of all stages. *Acarologia*, **4** (1) : 102-137.

WOODRING, J. P., 1969. — Preliminary observations on moulting and regeneration in the mite *Caloglyphus boharti*. *J. Insect. Physiol.*, **15** : 1719-1728.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INDEX

TECHNIQUE – MORPHOLOGIE – BIOLOGIE ÉCOLOGIE – ÉVOLUTION

abréviations, 23, liste 23 a.
Acanthoïdes, 33.
Acide lactique (technique de préparation à...), 13, 16, 17, fig. 2, 114.
actinotrichida, 35.
adanal, 35, 37, fig. 6.
aire fenestrée *fr*, 77, 97.
amoindrissement, 47.
anal, 35, 37, fig. 6.
anatomie, 114.
ano-génitale (région), 34, 119.
anse podocéphalique *apc*, fig. ***23***, 82.
antiaxial, fig. 3, **21**.
anus, 34.
appareil trachéen, 66.
appendices, 118 à 120 (régression).
appendice frontal terminal, 71.
apodématique (voir formation apodématique ou lame).
apodèmes, 18, 20, fig. ***60***.
apodème 1 *apo 1*, 65, fig. 24.
apodème 2 *apo 2*, 65.
apodème 3 *apo 3*, 65.
apodème capitulaire *apo. c.*, ***79***, ***fig. 23***, 82, fig. 25.
apodème dorsal *ap. d.*, 38.
apodème infracapitulaire *apo. ic.*, fig. 17, 78, fig. 24, fig. 29.
apodème intermandibulaire *ap. im.*, 119, fig. 41 et 42.
apodème postéro-dorsal *ap. pd*, 38.
apodème séjugal *apo. sej.*, fig. 17.
apodème sous-mandibulaire *ap. sm.*, 120, fig. 41 et 42.
apoderme 111, fig. 37.
apotèle, 89.
arc chitineux postoculaire, 71, 74.
arthropodine, 14.
aspidosoma, ***fig. 6***, ***39***, 42, 37, 61, 77.
attaches musculaires *m*, fig. 17.
attaches musculaires séjugales *m. sj.*, fig. 17, 65.
attaches musculaires sternales antérieures *m. st. a*, fig. 17, 65.
attaches musculaires sternales postérieures *m. st. p.*, fig. 17, 65.
attaches tendineuses, 39.
axe actinopilineux, 46, fig. 8.
base des coxae des chélicères *bcx*, 77, fig. 22.
bord inférieur de la chélorhize *bi*, fig. 27.
bord paraxial de la chélorhize *bx*, 91, fig. 27.
bord postérieur de la cloison rostrale *brp*, 74, 77, fig. 22.
bordure épimérique, fig. 17, 65.
bothridie, 48, 50.
bouche *b*, fig. 41, 42, 95.
bouchon racinaire (poil), 46, fig. 8.
bouclier centrodorsal 37, fig. 14, 15, 39.
bouclier coxisternaux, 65.
bourrelet transversal *btu*, 61, fig. 16.
brachytrachée, 50.
bords latéraux du pharynx *l*, fig. 17.
cadre chélicérien, 79, fig. 28.
cadre mandibulaire, 79.
calcar, 48.
calyptostase, 103, ***110***, 111, fig. 37, 118, 120.
calyptostase incomplète, 114.
camérostome, 74, ***78***.
canal commun des glandes salivaires, 79.
canal podocéphalique *cpc*, fig. 16, 79 à 34, fig. 23, 24, 25, 28, 92, 122.
capitular saddle *SE*, 79.
capitulum, 30.
caractères sexuels secondaires, 63.
carène frontale, 61.
carène latérale longitudinale *cll*, 39.
carène longitudinale de l'aspidosoma *cla*, 61, fig. 15 A.
carène transversale moyenne *ctm*, 39.
carène transversale postérieure *ctp*, 39.
cavité cotyloïde, 91.
cavité infracapitulaire, 78, 91 à 96, fig. *28*, 29, 30.
cavité médullaire axiale (poil), 46, fig. 8.
cavité préorale *c.po.*, fig. 29, 95, 97.
cérotégument, 22, 44.
cervix CE, 78, 82, fig. 25, 91, fig. 28, 93, fig. 29 et 30.
chambre progénitale, 36, 37, 63.
cheliceral groove, 78.
chélicerian frame, 79.
chelicerian sheath, 77.
chélicères *CH*, 22, 24, ***89***, 91, fig. 27 et 28, 97, fig. 39, 120, fig. 41 (prélarves).
chélorhize *chr*, ***89***, 91, ***fig. 27***.
chitine, 14.
chitiniser, 14.
chitino-proteique (structure), 14.
chorion, ***105***-***106***.
circumgastrique (type de déhiscence), 118.
collet (poil), 46, fig. 8.
coloration cuticulaire totale, 14, 16, 67.

Source : MNHN, Paris

coluration en masse, 13, 67.
commissures, 93, 122.
commissure inférieure *ji*, 93, fig. 29, 95, fig. 41, 122.
commissures supérieures, *Js*, *Js'*, 93, 95, fig. 29.
condyles *k'* et *k''*, 91, fig. 27.
cône buccal, 78.
cornée supérieure du naso, *cso*, fig. 16, 18, 70, 74, fig. 24, 97.
corps basilaire, *bas*, 91, fig. 27.
corps chélicérien, ***89***, 91, fig. 27.
couche externe isotrope (poil), 46, fig. 8.
coude podocéphalique *cd*, ***fig. 23***, 82.
coupes optiques, 23.
courbe subchélicérienne, 82.
couronne (poil), 46, fig. 8.
décoloration, 13, 67.
déhiscence, 118.
déhiscence circumgastrique, 118.
déhiscence en ⊥, 118.
déhiscence prodorsale, 118.
déhiscence transversale, 118.
demi-apodème, 63, 66, fig. 6 A.
dépression longitudinale de l'aspidosoma *dla*, 61.
dépression sagittale postérieure *dsp*, 59.
dépressions tégumentaires, 59.
dépression transversale postérieure *dtp*, 59.
dessin scientifique, 19.
deutonymphe, 101, fig. 37.
deutovum, 109, 114.
développement embryologique (yeux de *telyphonus*), 71.
développement embryonnaire, *103*.
diagrammes (évolution), 32, fig. 4, 5.
diaphanol, 13, 67.
ducti glandulaires afférents au canal podocéphalique *dg 1*, *dg 2*, *dg 3*, 79, fig. 23, 81, 82, fig. 24, 84, fig. 28.
ductus de la glande coxale 1 *dg. 1*, fig. 33.
ébauches appendiculaires, 106, fig. 32, 33.
embryogenèse, 106, fig. 32 et 33.
embryon, 114.
éclosion, 101.
élattostase, 114.
empreintes musculaires aggénitales paraxiales *m. ag*, fig. 17, 65.
Endéostigmata, 33.
épinères EP I, EP II, Ep III, Ep IV, fig. 17.
épine supracoxale 1 *el*, 55, fig. 16, 17, 23, 82.
épine supracoxale du palpe *e*, 55, fig. 16, 18, 23.
épiprosoma, *39*.
épivertex, 67.
espace périphérique (poil), 46, fig. 8.
eupathidie, 33.
eupathidies figuration, 22.
eustasie, 33.
eustasique, 38.
évolution, 29.
évolution régressive, 110.
face dorsale du corps, 57, fig. 14.
face prime, fig. 3, 21.
face seconde, fig. 3, 21.
famulus, 53.
fente de déhiscence (de l'œuf), 106.
figures de résorption, 120, fig. 41.
fissure infralnuccale *f. ib.*, 93, fig. 29, A.
forces des vestiges, 122.
formation apodématique, 120, fig. 41.
fossés chélicériens *FM*, 78, fig. 25, fig. 28, 93, 120.
fossés mandibulaires *FM* (voir fossés chélicériens).
gaines chélicériennes, 77, 79, fig. 25, 89, fig. 28.
génitale (loi), 36.
génitale (ouverture), 34.
glande infracapitulaire, 93.
glandes supracoxales, 84.
glande coxale (voir ductus de glande coxale), 122, fig. 43.
glycérine gélatinée, 16.
glycérine (infiltration à...), 16.
gnathosoma, 30, fig. 6, *39*, 66, 74, 77, 97, 119, fig. 41.
gosier *g*, fig. 41.
grande carène *gc*, 78, fig. 23, fig. 29.
groupe antiaxial *αx*, 79, fig. 23, 82, fig. 24, fig. 28.
groupe paraxial *πx*, fig. 28.
homochromie, 8, 44.
homologie parallèle (loi), fig. 3, 21.
hystérosoma, 30, 36, ***fig. 6***, 39.
idiosoma, 78.
inhibition calyptostatique, 31, 110, fig. 35, 111, 35.
indentation *id* (de la ligne d'attache *acx*), 91, fig. 27 A et B.
induration commissurale supérieure *idc. s*, 93, fig. 29 A.
impressions musculaires, 59.
joue, *G*, 78.
jugalum *JG*, 78, fig. 23, 82, fig. 24.
labre *LS*, 79, fig. 28, 93, ***95***, fig. 30, 97.
laciniures *la*, fig. 28-29, 95.
lame apodématique, 66 à 97.
lame apodématique impaire ap. if, 122, fig. 41.
lame à concavité, 16, 17, fig. 2.
Lankester (loi de), 35.
lapilicole, 104.
larve, 101, fig. 37, 116.
lèvres, 91, fig. 28, 93, 95.
levier du labre *lv. ls*, 95, fig. 30.
lèvres latérales *A O* (prélarve), 120, fig. 41 et 42 (voir protubérances orales).
lèvres latérales *LL*, 93, fig. 28.
lèvres progénitales, 36, 63.
lèvre supérieure *LS*, 79, fig. 28, 93, 95, fig. 30, 97, 120.
ligne *at*, 79, 82, fig. 28.
lignes commissurales, 120.
ligne commissurale inférieure *l. com. i.*, 93, fig. 30 A, 95.
ligne commissurale supérieure *l. com. s.*, 93.
ligne d'attache des chélicères *acx*, 77, fig. 22 et 25, 91, fig. 28.
ligne de déhiscence δ, 116, fig. 40, 118, 41, 44.
ligne dorsale, fig. 3, 21.
ligne sagittale.
ligne ventrale *vst*, fig. 3, 21.
limbe, 70.
limite adjugale, *39*.
limite antérieure ventrale de l'opisthosoma *l. a. op.*, 43.
limite disjugale, *39*.
lithoclasique, 104.
lyrifissure, 34, 55, fig. 4.
lyrifissure chélicérienne *ly*, 91, fig. 27.
lyrifissures *ih*, fig. 17.
mélanisation, 42.
mélanisé, 11, 67.
membrane ovulaire, *103-108*.

Source : MNHN, Paris

mentotectum *mnt*, 78.
mentum, 78, fig. *23*, 91.
mesosoma, 29.
métapodosoma, 30, 35, fig. *6*, 39.
métamérisation (loi), 35.
metasoma, 29.
muscles aspirateurs de la paroi dorsale du pharynx *mph* (muscles élévateurs du pharynx), fig. 38.
muscles élévateurs du pharynx (muscles aspirateurs), 95, fig. 30.
muscles transverses du pharynx, 95.
naso *na*, 38, fig. 16, 66, 67 à 77, fig. 18, 20, 21, 22, 92, 118.
néostigmate *n. st*, 77, 87, fig. 27 et 28.
neostigmate imparfait, 87.
Noir Chlorazol, 13, 14, 36, 67, 114.
nomenclature descriptive, 29.
nomenclature fondamentale, 29.
notation ontogénétique, 23.
notation (système de notation...), 23.
nymphes, 116, 94, fig. 37.
nymphochrysallis, fig. 37.
nymphophanstadium, fig. 37.
œil antérieur, 67.
œil infére du naso *o*, fig. 16, 66, 67, 77, fig. 18, 20, 21, 22, fig. 24, fig. 26.
œsophage *oes*, fig. 30, 122, fig. 41 à 42, fig. 24 et 28.
œufs, 105, 106.
oncophyse, 91.
ongle palpien, 48.
ongles des pattes, 48, fig. 8 D et C.
ontogenèse (relation chronologique), 31.
opisthosoma, 29, 30, 35, 37, fig. 6, 39, 57.
orientation, 19, fig. 3.
organe de Claparède, *Cl*, fig. 35, 39, 40, 119, fig. 44.
ornementation tégumentaire, 22.
ouverture anale, 63.
ouverture eugénitale, fig. 6, 41.
ouverture génitale, 36, 63.
ouverture progénitale, 63.
ovopositeur, 65.
palpe, 66.
papilles génitales, 63, 36-37.
paraproctal, 35.
paraproctes, fig. 16, 63, fig. 17-35.
paraxial, π, fig. 3, 21.
penis, 65.
péranal, 35, 37, fig. 6.
péritrèmes, fig. 16, 66, fig. 18, 22, 16, *70*, fig. 23, 24, 87, fig. 25, 27, 28.
persistances des vestiges, 122.
pharynx, 91, *93*, *95*, 97, fig. 40-41-42, 122.
phototactisme, 9.
phylogenèse, 31, 32.
pied (poil), 46, fig. 8.
plan horizontal de référence H, fig. 3, 21.
plan de pseudosymétrie transverse, fig. 3, 21.
plan de référence, 19, fig. 3.
plan de symétrie, fig. 3, 21.
podocephalic canal, 79.
podosoma, *39*, 65.
poil bothridique, 48, 101.
poil bothrionique (voir poil bothridique).
poil *e 1*, 116.
poil *d 1*, 116.
poil dorsal de la chélicère *ch*, 91, fig. 27.
poil *e 1*, 116.
poils génitaux, 53.
poils hypertrophiés, 44, 48.
poils incorporés, 48.
poil *k''*, 53, fig. 136.
poils ordinaires, 44 à 48.
poil *Po*, 70, fig. 18, fig. 21, 74, 77, fig. 22 B, C, 97.
poils rostraux *ro*, 68, fig. 18, 77, fig. 22 A, 97.
poils spiniformes *S*, 44, 47.
poils supracoxaux *e*, *e1*, 55.
poil vestigial, 48.
ponctuations, 42, fig. 7 c.
ponte, 103.
pores, 42, fig. 7 c, fig. 14.
prélarves, 101, 103, ***109***, ***126***, ***fig. 34 à 44***.
préparations permanentes, 19.
préparations temporaires, 16, 17, fig. 2.
preoral cavity, 93.
processus hyalin *hy*, 91, fig. 27.
prodéhiscence, fig. 40, 118.
profil ventral du pharynx *vφ*, fig. 24.
propeltidium, 30, 39.
propodosoma, 30, 38, ***fig. 6***, 39.
prosoma, 29, 30, fig. 6.
prosopisthosomatique, 33, 36.
prosopon, fig. 37.
protérosoma, 30, 36, fig. 6.
protonymphe calyptostatique, 111, fig. 37.
protubérance adorale *AO*, 120, fig. 41 et 42.
protubérance frontale *pf*, 67, 116, fig. 40, 41, 46.
protubérance infraorale *IO*, fig. 41 et 42.
protubérances orales (voir lèvres prélarve), fig. 41.
protubérance supraorale *SO*, fig. 38, 120.
pseudacanthoïdes, 53.
pseudanal, 35, 37, fig. 6.
puits tégumentaires (du naso) *pts*, fig. 16, 18, 70, fig. 24.
région acronale, 67.
région antérieure du corps, 66 à 79.
région aggénitale, 63, fig. 17.
région sternale, 65.
régression, 111, 122.
régression chélicérienne, 111.
régression verticale, 35.
retardement (loi de), 37.
ride transversale de l'aspidosoma *rt*, fig. 16.
rinne, 116.
rostrophragma, 77.
sabulicole, 104.
schadonophanstadium, fig. 37.
sclérification, 14.
sclérifier, 14.
sclérite, 14, 116.
sclérites adanaux *AD*, fig. 16 et 17, 65.
sclérites aggénitaux *AG*, fig. 16.
sclérite du labre *sc. ls*, 95, fig. 30.
sclérite *H*, *LD*, *LV*, fig. 16.
sclérites *L*, fig. 16.
sclérites moyens *M*, 37, fig. 14 et 15, 39.
sclérite oculaire, 39.
sclérites oraux *sc. or*, fig. 29 A.
sclérite pharyngien, 95, fig. 30.

Source : MNHN, Paris

sclérites postérieurs *P*, 37, fig. 14 et 15, 39.
sclérite préoral antérieur *Sc. po. a.* fig. 28-29, 92, 95.
sclérite préoral moyen *Sc. po. m*, fig. 28, 29, ***95***, 97.
sclérites progénitaux *PG*, fig. 16.
sclérites pseudanaux *PS*, fig. 13 et 16, 63.
sclérotine, 14.
sclérotisation, 14, 63, 67.
section ascendante (du péritrème), 87, fig. 23.
section dorsale (du péritrème), fig. 23, 87.
section ventrale (du péritrème), 87, fig. 23.
segmentation de l'opisthosoma, 34, 35, fig. 6.
segments (nombre 34) développement, 35, fig. 6.
segment chélicérien, 66.
segment palpaire, 66 à 79.
selle du capitulum *SE*, 78, fig. 23, fig. 28, 93, 120.
semiologie graphique, 22, 23.
seuils *S π* (d'un apodème), 66.
sigilles, 39.
sillon basal *lb* (de l'œil inférieure), 68, fig. 18, 70.
sillon circumcapitulaire, 30, ***fig. 6***.
sillon *das*, ***39***, 37.
sillon disjugal, 34.
sillon dorso-séjugal, 38.
sillons épimériques, 65, 120.
sillon épimérique médian du capitulum, 79.
sillon épimérique sous-mandibulaire, 79.
sillon intermandibulaire *s. im*, 119, fig. 41.
sillon latéro-frontal *lf*, 116, fig. 40, 118, fig. 43.
sillon médian *sm* (de l'œil inférieure), 68, 70, fig. 18.
sillon postpédieux, 30, fig. 6.
sillon séjugal *s. j.*, fig. 3, 21, 30.
sillon sous-frontal, 38.
soléndions (figuration), 23, 33, 35.
soma (terminologie en), 29.
stadium, 110, fig. 37.
stases, *101*.
stéréome trachéen, 87, 97.
stigmate antiaxial *stα*, fig. 24, 25, 28.
stigmate paraxial *stπ*, fig. 24, 85, fig. 25, 87.
stigmate *st*, fig. 23, p. 84.
stigmate ventral *sti*, 85, 87.
subcapitular apodème, 78.
subcapitulum, 78.
taenidie, 66, ***72***, fig. 25, 28, 97.
techniques d'élevage, 11, 103.
techniques d'observation, 12.
techniques de préparation, 12, 67.
techniques de récolte, 8, 9.
tégulum *TG*, 77, fig. *21*, fig. *22*, fig. 25, fig. 28.
tégument, 42.
teleiochrysallis, fig. 37.
teleiophanstadium, fig. 37.
temps ontogénétique *t*, 32.
temps phylogénétique *T*, 32.
terminologie, 29.
terminologie de HENKING, 110, fig. ***37***.
terminologie en soma, 29, ***39***.
tendon inférieur d'un apotèle *ti*, 91, fig. 26.
tendons des péritrèmes *t. per.*, 87, fig. 24 et 25.
tendon supérieur d'un apotèle *ts*, 91, fig. 26.
tendon ventral *tv*, fig. 17, 65.
thigmotactisme, 104.
trabécules, 85, fig. 25.
trachées, 85, fig. 28.
trichobothrie, *48*.
trichobothrie *bo*, 48, fig. 18, fig. 27, 111.
trichobothrie *bt*, 50.
trichobothrie prodorsale (voir trichobothrie *bo*).
tritonymphe, 101, fig. 37.
tritonymphe calyptostatique, fig. 37.
tronc trachéen *tr*, 84, fig. 24 et 25.
tronc trachéen antiaxial (= tronc trachéen principal) *trα*, fig. 25.
tronc trachéen inférieur *tri*, 85.
tronc trachéen paraxial *trπ*, fig. 25, 85.
vésicule bothridique, 50, fig. 12 B et C.
vésicule (des bothridies) *ves*, 88.
vestibules *vs*, 77, 87, 89, fig. 27.
vestiges, 122, fig. 43.
yeux latéraux, 61, fig. 109, 67.
zone asthénique, ***38***.

CAECULIDAE

Allocaeculus, 78, 81, 93, 138-139 (larve), 163 (chétotaxie), 116 (poil Po), 167, 169, 170, 178, fig. 74, 187 (néotrichie), 279.
A. catalanus, fig. 7, 44, fig. 8 (poils, morphologie), 48, 50, 52, fig. 1 , 61, 63, 71, fig. 20, 86 (canal podocéphalique) 84, 93, 102, 131, 132, fig. 46 (larve) 134, 156, 160, fig. 62-63, 64 (développement chétotaxie), 160, 170, 172, 178 (néotrichie) 197 (palpe) 201, fig. 86, 204-223 (pattes), fig. 4 (poil *d* du génual), fig. 95 (eupathidies), 228 (pupaison), 23 , 233, fig. 101 (éthologie), 239, 240 (biotope) ***253-260***, ***fig. 112*** (écologie), 261, 266, pl. 13 (habitus), pl. 14-15.
A. circinatus n. sp., 187, ***fig. 80***, ***278*** (diagnose).
A. echinatus Franz 1952, 170.
A. erinaceus n. sp., 170, 172, ***fig. 71***, 185, ***277*** (diagnose).
A. hirsutus n. sp., 172, ***fig. 69***, 185, ***277*** (diagnose).
A. hystricifformis Franz 1952, 170.
A. hystrix Lawrence 1939, 170, 172, 185, 199, 277.
A. kalaharicnsis n. sp., 172, ***fig. 70***, 191, ***277*** (diagnose).
A. kocheri Franz 1964, 170.
A. multispinosus Franz 1955, 170.
A. nigeriensis n. sp., 185, 278 (diagnose).
A. ouadaiensis Franz 1957, 170.
A. pilosus Lawrence 1939, 53, 170, fig. 68.
A. reflctus Franz 1952, 239, Pl. 7.
A. sclerodermatus André 1945, 134, 163 (chétotaxie), ***fig. 66*** (dos), 170, 172, 185, 187.
A. spinosissimus Franz 1952, 102.
A. sudanensis Trägardh 1904, 131.
A. tschadensis Franz 1957, 385.
Andocaeculus n. g., 48, 51, 61, 91, 131, 138, fig. 51 (larve), 167, ***279*** (diagnose), Pl. 6.

Source : MNHN, Paris

A. brundini Franz) 1962, 50, 166 (poil *Po*), fig. 67, 279.
Caeculidae, 33, 35, 71 et 77 (naso), 78 (gnathosoma), 81-82 (canal podocéphalique), 84, fig. 28, 93, 97 (naso, gnathosoma), 101 (développement historique), 126 (prélarve), 131-140 (larves), 136, fig. 29 (organe de claparède), 152-16 (développement postlarvaire chétotaxie) 166 (poils *Po*), 185-191 (néotrichie), 192 (morphologie appendices), 193 (apotèle), fig. 97 (évolution régressive, chétotaxie pattes), 223 (conclusion chétotaxie), 239 (répartition).
Caeculus, 48, 51, 59, 79, 82 (canal podocéphalique), 87, 91, 93, 118, 138-139 (larve), 169, 176.
C. americanus Banks 1899, fig. 81, 191.
C. andrei R. F. Lawrence 1939, 278.
C. archeri Mulaik 1943, 276.
C. cremicollis Enns 1959, 63.
C. dorotheae Mulaik 1943, 191.
C. echinipes Dufour 1832, 48, 50, fig. 14-17 (morphologie corps), 61-68, 70, 74, fig. 20 (naso), 82, 84 (canal podocéphalique, 91, 102, 104, fig. 31 (élevage ponte), 105, 116, 126, fig. (prélarve), 127 (divers prélarve), 127-131 (larve), fig. 43, 141-149, fig. 52-56 (poils développement postlarvaire), 136, 163, fig. 67 (poil *Po*), 167, 172, 176, 178 (néotrichie), fig. 84 (P. IV, Nl), 201 (Palpe), 201-223 (pattes), fig. 88 (pattes larves), 90 (P I-Ad.), fig. 97, 240, ***266-271***, fig. ***115-116*** (écol. répartition), Pl. 21 (habitus), Pl. 24 (station).
C. echinipes crosbyi Jacot 1936, 102, 127, 131.
C. krantzi n. sp., 151-152 (développement chétotaxie), ***fig. 57***, 163, ***276*** (diagnose).
C. pettiti Nevin 1945, 102, 131.
C. sinensis Jacot 1936, 102.
C. tibettsi (Higgins et Mulaik) 1958 n. comb., 102, 131.
C. tipus Mulaik et Allred 1954, 102, 191.
C. valverdius Mulaik 1945, 191.
Calocaeculus n. g., 195 (morphologie pattes), ***279*** (diagnose).
C. lawrencei n. sp., 42, 163 (chétotaxie), 185, fig. 78, fig. 84, 209, 219, ***279*** (diagnose).
Microcaeculus, 138-139 (larve), 166 (poil *Po*), 167, 169, 176, ***fig. 72***, 178, ***182, fig. 77*** (évolution).
M. austriacus Franz 1932, 169, 239, Pl. 7.
M. franzi Coineau 1968, 42, fig. 9 A et B (poils morphologie), 53, 63, 163 (chétotaxie), fig. 65 (dos), 176, fig. 72 (évolution régressive), 195, fig. 83, 204 (palpe), 217 (chétotaxie pattes), 219, 232 (adaptation).
M. graecus Franz 1964, 169, 182 (évolution chétotaxie).
M. hispanicus Franz 1932, 44, 48 (poil vestigial), 59, 61, 63, 102, fig. 48 (larve), 139, 153, fig. 58, 59 (développement chétotaxie, dorsale), 167 (poil *Po*), 172, fig. 72 (évolution régressive), 197, 201, fig. 87 (palpe), 204-223 (pattes), fig. 91 (P I-Ad), 239, 264-266, ***fig. 114*** (écol.), Pl. 14-16, Pl. 21 (habitus), Pl. 22-23 (station).
M. insolitus (André) 1935, 233.
M. insularis (Franz, 1964), 233, fig. 110.
M. sabulicola Franz 1952, 42, 50, 55, 63, fig. 31 (élevage ponte), 10 , 122, fig. 43, 123, 124, fig. 43, 128 (développement), 140, fig. 50 (larve), 176, fig. 72 (évolution régression), 193, 201 (palpe), 230-231, ***234, 237, fig. 102*** (fouissement), Pl. 2 (ponte), Pl. 8 (habitus), Pl. 10-11-12.
M. steineri delamarei n. ssp., 61, 81, 82, 87, fig. 24 et 25 (canal podocéphalique), 89, fig. 27 (chélicères), 93, fig. 29-30 (bouche), 102, fig. 31 (élevage ponte), 105, 106, fig. 32-33 (développement-embryologie), 114, 116, fig. 40, 118, fig. 23, 127 (prélarve développement), 131, 134 (larve), fig. 49, 136 (organe claparède), 139-140, fig. 50 (larve), 172, fig. 73, 176-178 (néotrichie), fig. 74, 227-230, ***fig. 100*** (biologie du développement), 239, ***260-262***, fig. 113 (écologie), 276 (diagnose), Pl. 3 (pupaison), Pl. 17 (habitus), Pl. 18, Pl. 19, Pl. 20.
M. steineri steineri (Franz) 1953 n. comb. 276.
M. taoshanensis (Jacot) 1936 n. comb. 102, 178, fig. 74-75 (néotrichie).
M. liguricus Vitzthum 1933, 53, 55, 102.
M. nicoleae n. sp., 166, fig. 67 A, fig. 82, 195 (ongles), ***276*** (diagnose).
M. pisanus André 1936, 131-132.
M. tibettsi Higgins et Mulaik 1958, 134.
Nencaeculus, 131, 138-139 (larve), 167, 176.
N. bornemisszai Coineau et Enns 1969, 61, 63, 74, fig. 21 C (naso), fig. 22 B, 77.
N. brucki (Berlèse) 1917, 48.
N. knoepffleri Coineau et Enns 1969, 63, 82 (canal podocéphalique), 102, 47, 53, 59, 61, fig. 16, 58, 77, 138 (larve), 156 (développement chétotaxie), 197 (morphologie pattes), 201 (palpe), fig. 92 (P I Adulte), 217, 223.
N. lamorali n. sp., 53, 209, fig. 84 D, ***278*** (diagnose).
N. luxtoni Coineau 1967, fig. 10, 50, 53, 64, 102, 131, fig. 47 (larve), 153-156, fig. 60, 61 (développement chétotaxie), 204-223 (pattes), fig. 89 (pattes larves), 93 (P I Adulte), 239 (densité population).
Procaeculus, 47, 48, 50, 51, 53, 55, 59, 61, 82 (canal podocéphalique), 89, 101 (développement historique), 131, 138-139 (larve), 167 (poils impairs), 169, 178, 187, fig. 79, 191, 195 (ongles), 197 (palpe).
P. brevis Mulaik 1945, ***fig. 76***.
P. bryani Jacot 1936, 101, 201 (palpe).
P. magnus n. sp., ***fig. 76, 279*** (diagnose).
P. archidicollis Mulaik et Allred 1954, fig. 9 (poil, morphologie, ***fig. 76***, fig. 82 (apotèle).
P. potosi (Mulaik et Allred) 1954, 279.
P. willmanni Vitzthum 1933, 50, fig. 11, 51, 82, fig. 21 A-B (naso), fig. 22, 53, 61, 63, 74 (naso) 84, fig. 26 (trachée), 131, fig. 51 (larve), 166 (poils *Po*), 167, fig. 76, 201 (palpe), 212 (famulus), fig. 97 (évolution, chétotaxie, pattes).
Pseudocaeculus n. g., 48, 59, 61 (naso).
P. americanus Banks, 59.
Sclerocaeculus n. g., 61, 63.
S. deserticolus (Lawrence) 1939 n. comb. 59, 197, fig. 84 (morphologie, pattes).
S. namibensis (Piffl) 1965, 59, 63, 66, 81, 84, 197.

Source : MNHN, Paris

ANIMAUX AUTRES QUE LES CAECULIDAE

Acaridiae, 136 (Org. Clap.).
Actinotrichida, 79, 82.
Alicorhagia, 38.
A. fragilis Berlèse 1910, 68.
Allothrombium, 79.
A. fuliginosum (Herm), 110, 127 (mue).
Alycosmesis palmata Oudemans 1904, 68.
Alyeus, 37.
Anystidae, 114.
Anystis, 79, 81, 116, 118, fig. 42, 120, 122, 126, 199 (pattes), 213.
Apostigmaeus, 81.
Araignées, 193 (griffe).
Araneidae, 71, fig. 19.
Archaeonothridae, 67.
Argasidae, 84.
Atax bonzi, 114, 127 (mue).
Balaustium floraie Grandjean, 105, 109, fig. 34, 116, 118, 122.
Bdella lapidaria, 114, 116, 118.
B. semiscutata Sig Thor, 206.
Bdellidae, 78, 84, 114, 118.
Bimichaelia campylognatha Grandjean 1942, 68, 182 (néotrichie).
B. diadema Grandjean 1942, 182 (néotrichie).
Brachychthoniidae, 67, 70, 71.
Brachychthonius, 68, fig. 18, 71.
Caloglyphus contractilis, 134 (Org. Clap.).
Camisia segnis, 118, 193,
Cheyletus, 79.
Collemboles, 128 (mue), 141.
Cunaxa, 79.
Cyta, 68, 71, 79.
Damaeus elavipes (Hermann), 82.
Damaeus onustus Koch, 136, fig. 49 C et D (Org. Clap.).
Endeostigmata, 37, 38, 67, 68, 70, 71, 79, 81, 110, 118.
Epilhomannia cylindrica (Berl.), 136, fig. 49 A (Org. Clap.), 138, 192.
Eulhomannia, 81.
E. ribagai (Berl.), 50.
Eupodes, 79.
Euzetes atterimus (Koch), 82.
Gamasides, 67.
Hermannia convexa (C. L. Koch), 74, 77, 78, 81, 97.
Histiostoma, 138.
Holopeltides, 71.
Holothyrina, 78.
Holothyroïdes, 84.
Hotothyrus coccinella Gerv., 78.
H. polypori, 127 (mue).
Homarus, 128 (mue).
Hydracariens, 138 (pap. gen.).
Labidostoma luteum, 111.
Labidostomidae, 81, 192.
Limules, 71.
Linopodes, 79.
Liodes, 120.
Lordalyeus, 79.
L. peraltus, 118, 126, 110, fig. 38.
Mystaeocarides, 246.
Neanura, 233 (proie).
Otodectes cynotis, 79.
Odontoscirus, 79, 85, 93.
Oribates, 67, 68, 70, 74.
Oribates, 114, 118.
Opilioacarida, 34.
Opilioacarus, 34, 37.
Pachygnathus, 79.
P. dugesi, 38.
P. dugesi denasutus Gdj. 1937, 68.
P. trichotus Gdj. 1943, 68.
Palaeacaroïdes, 38, 39, 67, 81, 109, 116.
Palaeacarus histricinus Lange, 114, 116, 118, 120, 127 (mue).
Pédipalpes, 193 (griffe).
Penthaleus, 79.
Penthalodes, 79.
Phthiracaridae, 103, 105.
Phthiracaroïdes, 50.
Pilogalumna allifera Oud., 109, fig. 35, 120, 122.
Plathynothrus peltifer, 141 (vertitions).
Prostigmata, 67, 79, 84, 114, 118.
Psammodromus hispanicus, 246.
Pseudoscorpions, 193 (griffe).
Pseudotritia, 192.
P. ardua (Koch), 105.
Retetydeus, 81, 86.
R. viviparus Sig Thor 1931, 84, 85, 89.
Rhagidia, 79, 111.
Scarites gigas, 246.
Scheloribates laevigatus, 127 (mue).
Scorpions, 34, 193 (griffes).
Smarisidae, 81, 95.
Solifuges, 39.
Sphaerolichus barbarus Gdj. 1939, 68.
Steganacarus magna (Nicol.t), 55, 114.
Stigmaeus, 79.
Stomatostigmata, 79.
Tarsonemini, 136.
Terpnacarus bouvieri, 38, 68.
Tetrapodili, 36, 136.
Thelyphonus caudatus, 71, fig. 19.
Trombicula, 79.
T. automnalis, 127 (mue).
Trombidiidae, 84.
Tydeidae, 81.
Tydeus, 79.
Uropyges, 71.
Xyphosura polyphemus, 71.

Source : MNHN, Paris

PLANTES ET ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

Adiantus capillus veneris, 237, fig. 112.
Agropyretum, 243, 244, fig. 104 et 109 (temp. saole), Pl. 9.
Alkanna tinctoria, 243.
Ammophila arenaria ssp. arundinacea. 243, fig. 104.
Ammophiletum, 243, fig. 104 et 105.
Andropogon distachyon, fig. 114, 264.
Arcto-staphyllos uva-ursi L., 259.
Argania spinosa, 253.
Armeria ruscinonensis Cir, 255.
Armerietum ruscinonensis, 255, fig. 112.
Brachypodium ramosum, 237, 261, fig. 113.
Briza maxima, fig. 114, 264.
Buxus sempervirens, 260.
Calluna vulgaris, 259.
Calycotome spinosa, 260, 262.
Camphorosma monspeliaca, 237, fig. 112, p. 258, 259, Pl. 14.
Campylopus introflexus Dedw, fig. 114, 264.
Candelariella vitellina (Ehrht) Mull, fig. 115.
Carpobrotus edulis, 253.
Cheilantes odora, fig. 114, 264.
Cisto-lavandituetea Br. Bl. 1940, 262.
C. albidus, 260.
C. monspeliensis, 260, 262, fig. 114.
Cladonia endivaefolia Dicrs, 244, fig. 104, 246, Pl. 12.
Cneorum tricocum, 261, fig. 113.
Convolvulus lanuginosus, 261, fig. 113.
Corynephoretum, 243, fig. 104, 246, fig. 105, Pl. 12.
Corynephorus canescens, 243, fig. 104, Pl. 12.
Crithmum maritimum, 255, fig. 112, 257.
Cruciannelletum, 243.
Cyperus schoenoides, 243.
Cytisus purgans (L.) Benth., 267, Pl. 24, fig. 115.
Cytisus purgans (L.) Benth. s. sp. purgans, 259.
Dianthus catalaunicus, 243, fig. 104, Pl. 12.
Dipcadi serotinum, fig. 114, 264.
Ephedra distachya, 243, fig. 104, 246, Pl. 11 et 12.
Ephedretum, 244, fig. 104 et 105.
Epilobium spicatum Lam., fig. 115.
Erica arborea, 262.
Eryngium maritimum, 253.
Euphorbia paralias, 253.
Galium corrudaefolium, 261.
Grimmia campestris, 266, fig. 114, 264.
Helianthemetalia guttati Br. Bl. 1940, 262, Pl. 22.
Helianthemion guttati Br. Bl. 1931, 262.
Helichrysum stoechas (L.), 258.
Ipomea stolonifera, 253.
Juniperus communis, 259.
J. nana, 267, fig. 115, Pl. 24.
J. oxycedrus, 260.
J. phoenicea, 261.
Lagurus ovatus, 244.
Lavendula latifolia, 261, fig. 113, Pl. 20.
Lavendula stoechas, 260, Pl. 23.
Lavenduletalia stoechidis, fig. 114.
Lilium pyrenaicum, 267, fig. 115.
Lotus creticus, 253.
Malcomia littorea, 244.
Medicago marina, 243, 244, fig. 104, Pl. 10.
Nothofagus obliqua var. macrocarpa, Pl. 6.
P. stenophylla (Ach) Merg, 264, fig. 114.
P. stygia (L.) Ach v. septentrionalis Lynge, fig. 115.
Paronychia argentea, 244, Pl. 11.
Pancratium maritimum, 244, fig. 104.
Parmelia intestiniformis (Will) Ach, fig. 115.
Phlomis lychnitis, 261.
Phragmites communis, 244, fig. 104.
Pieridium vulgare, 257.
Pinus uncinata, 267, fig. 115, Pl. 24.
Pinus sylvestris, 259.
Pistacia lentiscus, fig. 113.
Plantago subulata, 257, 259, Pl. 16.
Pleurochaeta squarrosa Lindt, 264.
Polycarpon peploides, 257.
Polycarponetosum, 257, fig. 112.
Polytric, 260.
Polytrichum piliferum Schreb., fig. 114, 264.
Quercus coccifera, 261, fig. 113.
Q. suber, 260, Pl. 22.
Q. ilex, 264, 113.
Raoulia australis, Pl. 4, Pl. 5.
Reseda alba, 244.
Rhamnus alaternus, 261.
Rhizocarpon, 267, fig. 115.
R. lecanorinum (Floerke) Anders, fig. 115.
Rhododendron ferrugineum, 265, fig. 115.
Rosmarinus officinalis, 259, 260, Pl. 16.
Rubus idaeus, 267, fig. 115.
Salicornia, 246.
Salicornietea, 244, fig. 104, 246.
Scilla altissimum, 264.
Sedum album, 114, 264.
S. altissimum, fig. 114.
Smilax aspera, 261, fig. 113.
Sonchus tererrimus L. v. perennis, 255, fig. 112.
Statice virgata Willd, 255, fig. 112.
Tamarix gallica, 244, fig. 104.
Thymelaceto plantaginetum subulatae, 255, fig. 112.
Thymus vulgaris, 260.
Ulex parviflorus, 260.
Umbilicaria, 267, fig. 115.
Umbilicaria cylindrica (L.) Del, fig. 115.
U. decussata (Vill.) Frey, fig. 115.
U. subglabra, fig. 115.
Vaccinium myrtillus L., fig. 115.

BIBL DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

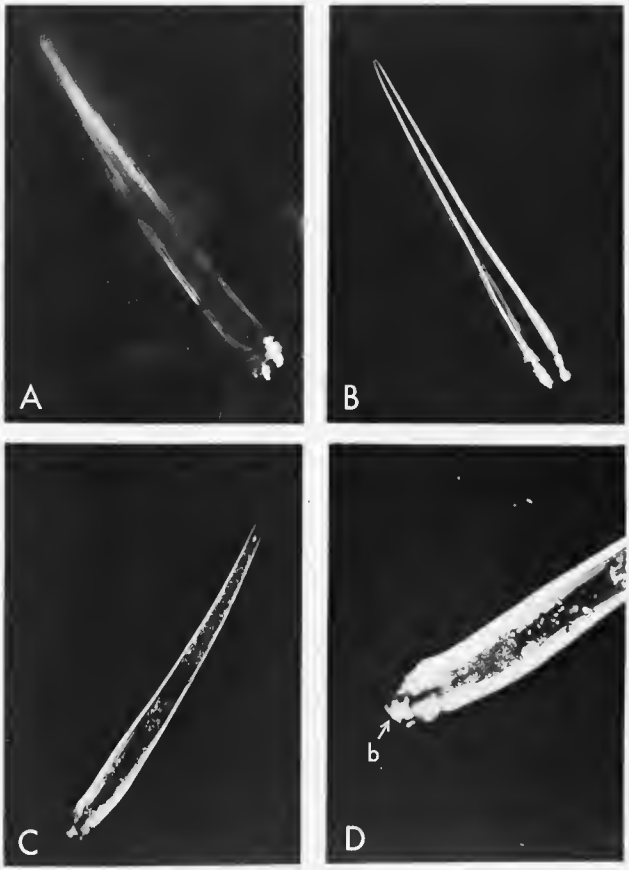
Source : MNHN, Paris

PLANCHES

BIBL. DU
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

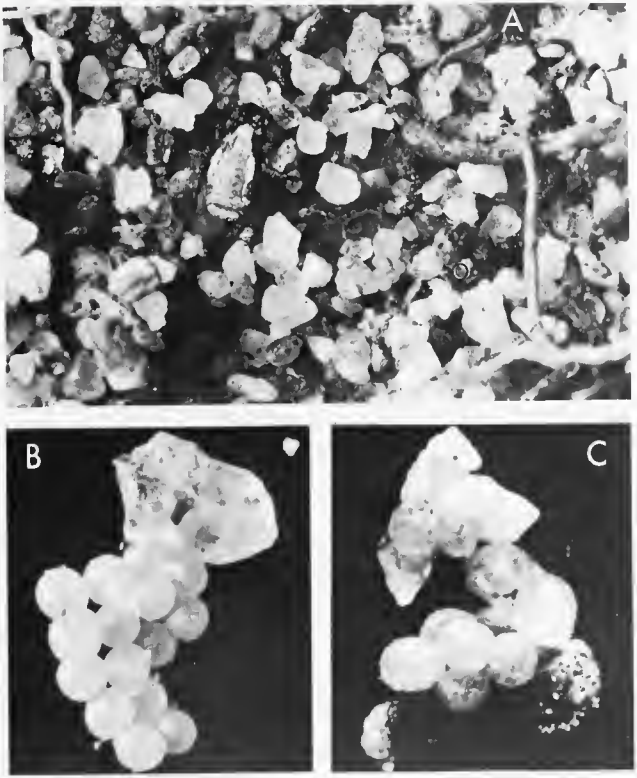
Source : MNHN, Paris



PL. I. — Apparition de l'actinopiline dans les poils d'un adulte de *Microcaeculus steueri delamarei* n. ssp. au cours de la période de pupaison. A : l'anneau basal initial qui correspond à la partie fortement éclairée ; l'extinction qui était volontairement imparfaite, permet de deviner la couche externe et sa microsculpture ; B : l'actinopiline constitue un cylindre creux ouvert dans sa région basale ; C et D : un bouchon, *b*, d'actinopiline vient obturer le fond de la cavité médullaire (clichés de l'Auteur).

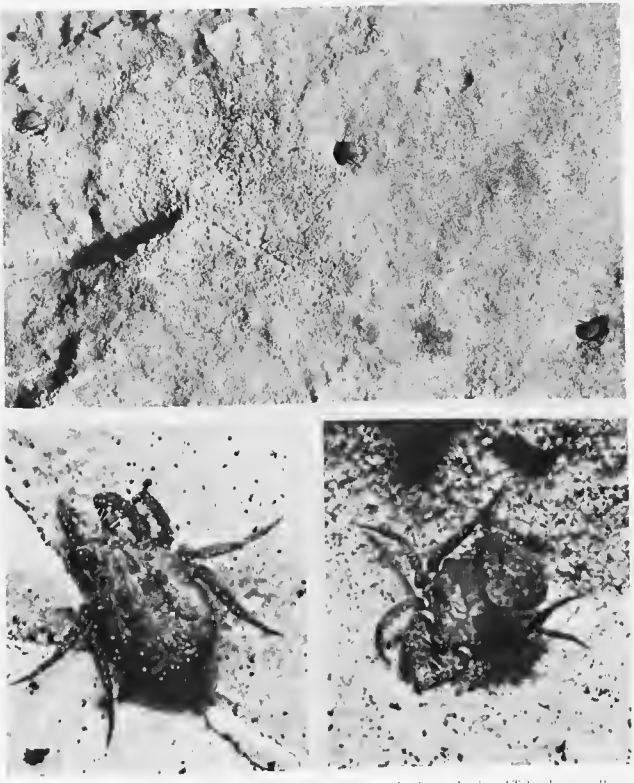
BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 et sa ponte. A : femelle près de la ponte qu'elle vient de déposer dans le sable, *o* et flèche désignant le paquet d'œufs; B : grappe d'œufs fraîchement pondus; C : grappe d'œufs ridés contenant des prélarves (clichés Lagarde).

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp., la pupaison. En haut, trois tritonymphes immobilisées dans une dépression sous une pierre d'éboulis pendant leur période de pupaison; en bas à gauche, détail de l'une d'elles, on remarquera la position caractéristique des pattes; en bas à droite, exuvie montrant la prodéhiscence.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Pl. 4. — Aspect général de la station type de *Neoneculus luxtoni* Coineau 1967, dans le Central Otago, Nouvelle-Zélande. Les taches claires au sol correspondent à des coussins de *Raoulia australis* (= *R. lutescens*) qui font l'objet des macrophotographies des figures suivantes. Cliché M. L. Leamy, du Soil Bureau de D.S.I.R. à Lower Hutt, Nouvelle-Zélande.

Les clichés pris en Nouvelle-Zélande par M. M. L. Leamy, qui nous furent transmis par les soins du Dr. Malcon Luxton et de M. Q. R. Christie, sont publiés avec l'aimable autorisation du Soil Bureau du Department of Scientific and Industrial Research, de Lower Hutt, Nouvelle-Zélande, auquel nous exprimons nos vifs remerciements.

Source : MNHN, Paris

Pl. 5. — En haut, aspect d'un coussin de *Raoulia australis*.
En bas, détail montrant la structure d'un coussin de *Raoulia australis*. La longueur du stylo est de 18,5 cm. Clichés M. L. Leamy, Soil Bureau, D.S.I.R. Lower Hutt, Nouvelle-Zélande.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Pl. 6. — Aspect d'une station à *Androxeculus* n. gen. sp. au Chili. Il s'agit d'un sommet de la Cordillère côtière « Cerro el Roble », alt. 2 000 m, situé à 50 km à l'ouest de Santiago. En arrière-plan, au-delà de la mer de nuages, on aperçoit la Cordillère des Andes. L'arbre que l'on remarque parmi les blocs de granodiorite est un *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa*; les *Caeculidae* ont été récoltés aux environs de l'arbre, sous de petites pierres.

Photo prise et développée par M. Ronald Arutkina, Université du Chili, publiée avec l'autorisation du Professeur Francesco di Castri et du Docteur René Cekalovic, de l'Université de Santiago du Chili, que nous remercions bien vivement.

Source : MNHN, Paris

Pl. 7. — Aspects de la station du Frauenstein, près de Mödling, dans les environs de Vienne (Autriche), où l'on peut récolter *Allocaeculas relictus* Franz 1952.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Pl. 8. — *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952 adulte, marchant sur le sable du lido de Canet (cliché Lecompte).

Source : MNHN, Paris

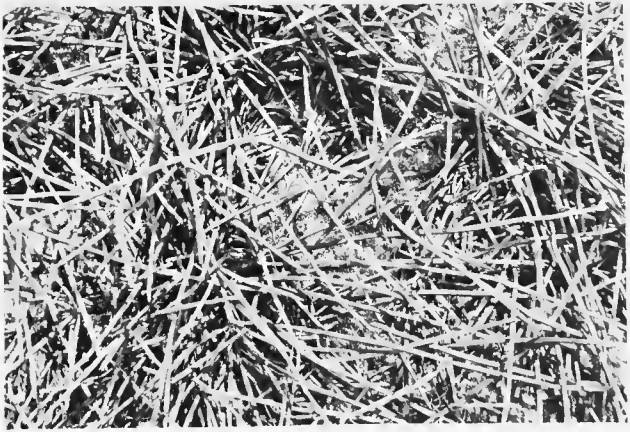
Pl. 9. — Deux aspects du Lido de l'étang de Canet.
En haut, la dune fixée avec la lagune en arrière-plan.
En bas, la dune vive : au premier plan, une petite butte à Ammophile; en arrière-plan, la micro-falaise de la fausse eaondeyre; entre les deux, la pelouse clairsemée et subhorizontale de l'*Agropyretum*.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Pl. 10. — Aspect de l'*Agropyretum* qui correspond à la zone la plus riche en *Microcyeridus sabulicola* Franz 1952. On remarque, au pied des Graminées, le réseau diffus de *Medicago marina*. Sur la photo inférieure, l'alluvionnette donne l'échelle. On note à côté d'elle la présence d'une cuvette pédiculaire d'humus brut épipsammique

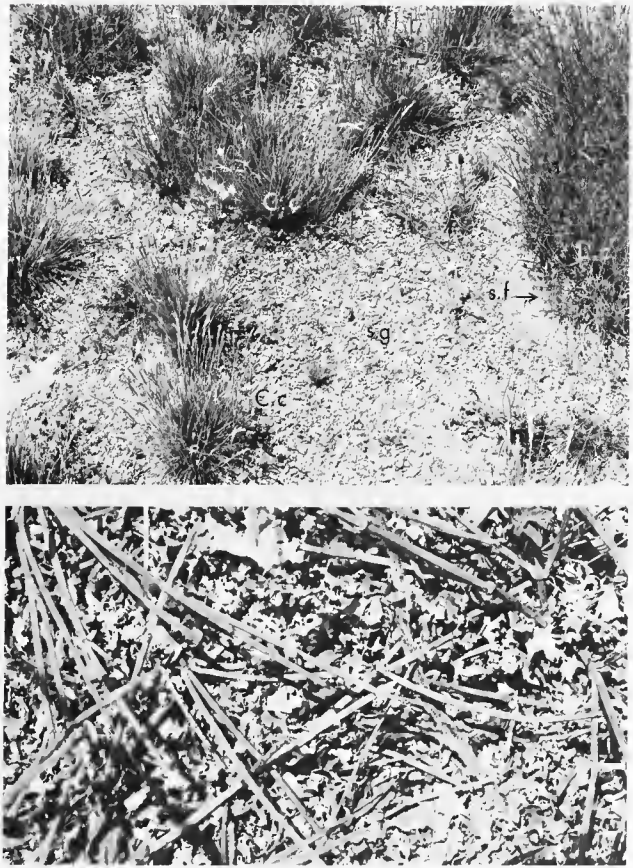
Source : MNHN, Paris



Pl. 11. — Aspect de l'*Ephedretum* à un endroit où la nappe de la Gnétale n'est pas trop dense et suffisamment lacunaire pour convenir à *Microcoelus sabulicola* Franz 1952. Sur le détail de la photo inférieure, on aperçoit sous le lacis de rameaux le sable libre et l'humus brut pelliculaire épipsammique. *E. d. Ephedra distachya*; *Pa, Paronychia argentea*; *S*, sable.

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris



Pl. 12. — Aspects de deux formations de la dune fixée qui ne appartiennent pas à *Microcaeculus sabulicola* Frutz 1952.

En haut, le *Corynephoretum* où le salde est enrichi en éléments grossiers du fait du vannage éolien.

En bas, nappe continue de *Cladonia endiviaefolia* (= *C. foliacea* (Huds.) Schaer.) à l'abri du taris des rameaux d'*Ephedra distachya*. *C. c.*, *Corynephorus canescens*; *D. c.*, *Dianthus catalaunicus*; *s. g.*, salde grossier; *s. f.*, salde fin.

Source : MNHN, Paris

Pl. 13. — *Allocaeculus catalanus* Franz 1954, adulte (cliché Lacomte).

BIB DU MUSEUM PARIS

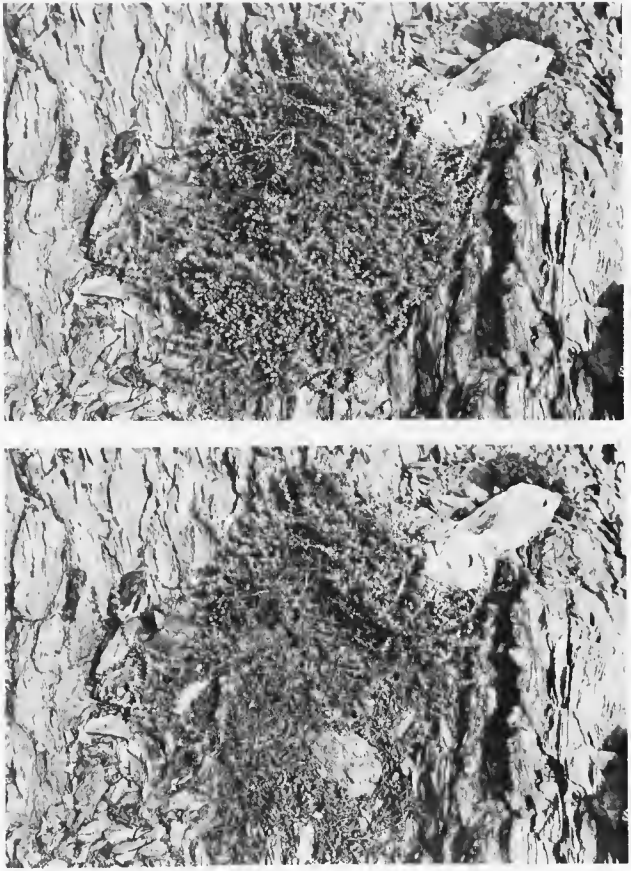
Source : MNHN, Paris

Pl. 14. — Aspect de la côte rocheuse des Albères.

En haut, rochers nus à *Camphorosma monspeliaca* propices à *Allocaeculus catalanus* Franz 1954.

En bas, influence du vent dominant de nord-ouest (tramontane) sur la couverture végétale ; le flanc nord, à gauche, de chacune de ces ondulations porte une végétation ouverte, la pelouse se referme au niveau même de la ligne de crête. C'est dans les zones dénudées que l'on rencontre *Allocaeculus catalanus* Franz 1954 et *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952.

Source : MNHN, Paris



Pl. 15. – Exemple de touffe de *Camphorosma monspeliaca* susceptible d'abriter *Allocaeculus catalanus* Franz 1954. Sur la photo du bas, la plante a été partiellement retirée pour montrer l'humus brut qu'elle retient et dans lequel on rencontre le *Caeculidae*.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Pl. 16. — Aspect d'un peuplement de *Rosmarinus officinalis*, prostré, façonné par la tramontane; la mince litière qu'ils retiennent peut héberger *Alhocaecilus catalanus* Franz 1954 et l'on rencontre quelques *Microcaecilus hispanicus* Franz 1952 parmi les cailloutis qui les entourent; en bas, au premier plan, quelques touffes de *Plantago subulata* qui peuvent également abriter des *Caecilidae*.

Source : MNHN, Paris

Pl. 17. — Deux aspects de *Macroceculus steineri delamarei* n. ssp.
En haut, adulte marchant sur une pierre de la station.
En bas, le même faisant le mort (clichés Lecomte).

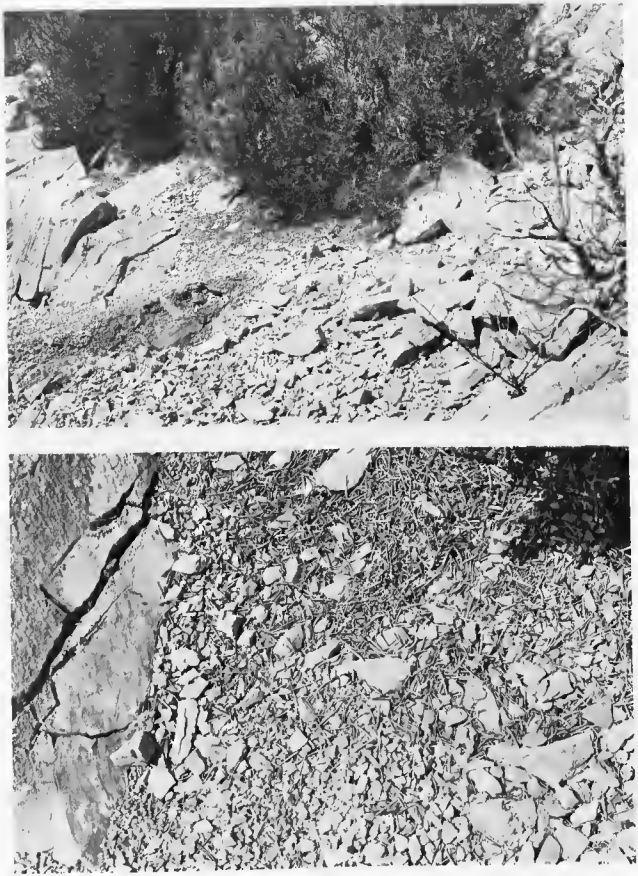
3 564 022 6

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Ph. 18. – Aspect général de la station à *Microcaeculus steineri delamarei* n. ssp. à Font Estramer, près de Salses, à une quinzaine de kilomètres au nord de Perpignan, Pyrénées-Orientales, France.

Source : MNHN, Paris

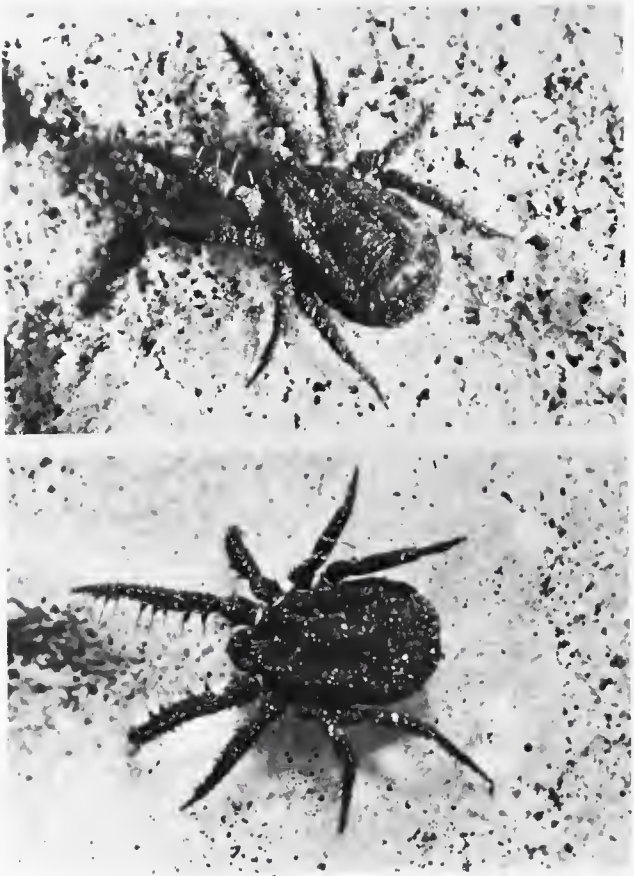


Pl. 19. — Aspect des dépôts colluviaux peu propices à *Microcaecilus steineri delamarei* n. ssp. de la station de Font Estramer.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PL. 20. — Aspect des éboulis non colmatés de la station de Font Estramer où *Microcarcus steineri delamarei* n. ssp. est particulièrement abondant. En haut, en arrière-plan, on reconnaît une touffe de *Lavandula latifolia* ; en bas, une pièce de un franc (2,35 cm) donne l'échelle.



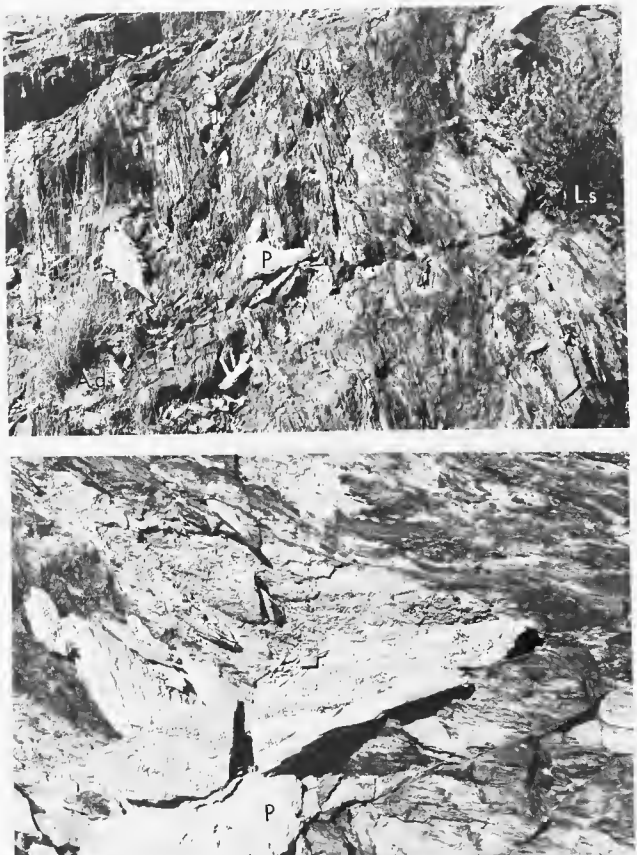
Pl. 21. — En haut, *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952, adulte.
En bas, *Caeculus echinipes* Dufour 1832, adulte.

BIBL.DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Pl. 22. — Vue générale de la station à *Microcaeculus hispanicus* Franz 1952, de la « route de Ponale », près de Banyuls-sur-Mer. On reconnaît les trois principaux états de la couverture végétale : de bas en haut, les rochers dénudés où l'*Helianthemetalia guttati* se signale par les touffes claires de Graminées, les formations lacunaires à Cistes et à Lavande, et enfin, un lambeau de forêt de *Quercus suber*. En arrière-plan, les vignes et la Tour Madelor.

Source : MNHN, Paris



Pl. 23. — Deux aspects des lithoclases des schistes de la station à *Microcuculus hispanicus* Franz 1932 de la route de Ponale, près de Banyuls-sur-Mer.

En haut, l'ensemble est observé dans le plan de clivage ; on reconnaît une touffe d'*Andropogon distachyon* (Graminées), *A. d.* et un pied de *Lavandula stoechas* (Labiées), *L. s.*

En bas, une lithoclase ouverte montrant le colmatage détritique lacunaire, la pierre *P* constitue un point de repère commun aux deux photos.

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

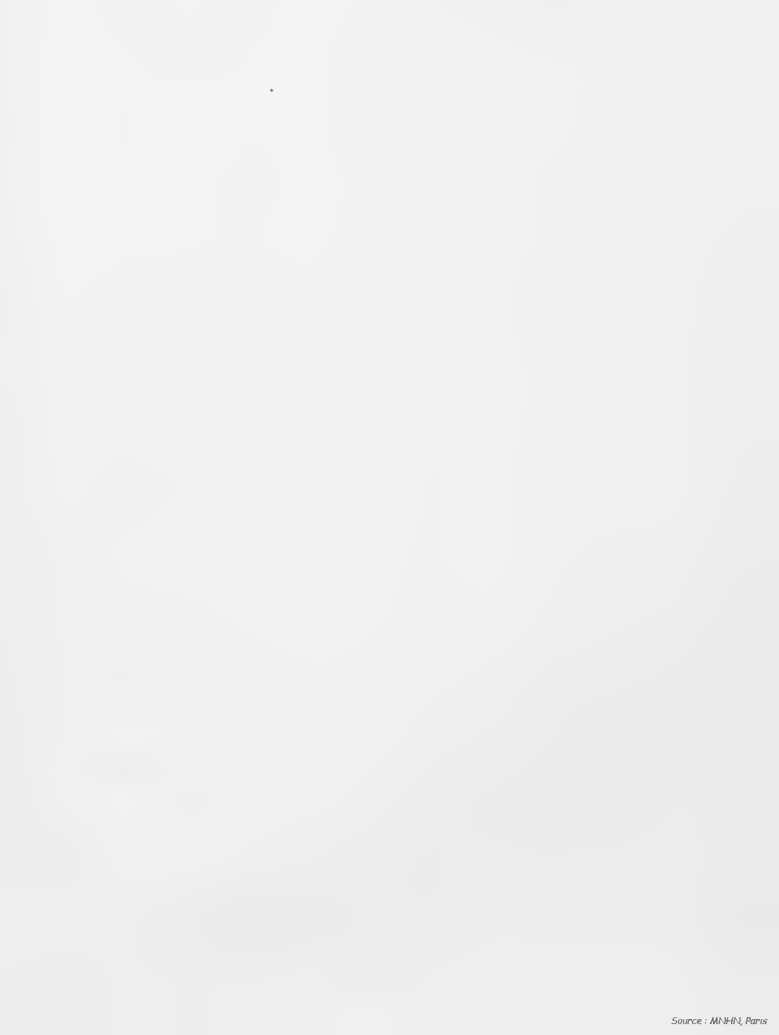
Pl. 24. — Station à *Cuscuta veluinipes* au col des Cortalets (alt. 2 020 m) dans le Massif du Canigou.
En haut, vue d'ensemble du rhuus gavissique avec en arrière-plan le sommet du Canigou.
En bas, vue de face du bloc, situé au premier plan sur la photo supérieure, montrant les diaclases des plaques gélives; les flèches 1 et 2 sont homologues sur les deux photos.
C. p., *Cytisus purgans*; *J.*, *Juniperus*; *P. u.*, *Pinus uncinata*.

BIBL. DU MUSEUM
Source : MNHN, Paris

BIBLIOTHÈQUE NATIONALE
R 261 022 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

2 MARS 1974

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris